

THE UNIVERSITY
OF ILLINOIS

LIBRARY

570.5

BU

Sup.

v. 1-4

NATURAL
HISTORY

BIOLOGY

OAK ST. HDSE

Return this book on or before the
Latest Date stamped below. A
charge is made on all overdue
books.

University of Illinois Library

MAY 14 1951

DEC 10 1958

DEC 23 1959

JUL 5 1960

L161—H41



Digitized by the Internet Archive
in 2018 with funding from
University of Illinois Urbana-Champaign

RECHERCHES SUR

L'HÉRÉDITÉ ET LA VARIATION

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE ET THÉORIE PHYSIOLOGIQUE

SUPPLÉMENTS
au BULLETIN BIOLOGIQUE DE FRANCE ET DE BELGIQUE

SUPPLÉMENT I

RECHERCHES SUR

L'HÉRÉDITÉ ET LA VARIATION

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE ET THÉORIE PHYSIOLOGIQUE

PAR

ETIENNE RABAUD

CHARGÉ DU COURS DE BIOLOGIE EXPÉRIMENTALE A LA SORBONNE

*Travail honoré par la Faculté des Sciences
d'une subvention sur le legs Commercy.*

PARIS

3, RUE D'ULM

1919 ⁷

570.5
BU
sup.
v. 1-4

N. H. L.

183429 Manu

RECHERCHES SUR L'HÉRÉDITÉ ET LA VARIATION

Etude expérimentale et théorie physiologique.

INTRODUCTION

CHAPITRE PREMIER

LE MATÉRIEL ET LA MÉTHODE

Les recherches qui servent de thème à ce travail ont été entreprises dans le courant de 1909. A ce moment, je ne comptais guère les poursuivre au delà de quelques mois. Travaillant après tant d'autres sur un matériel fort étudié, je me proposais moins de découvrir des faits nouveaux que de voir par moi-même l'essentiel des phénomènes mendéliens, de procéder à une analyse personnelle qui me permit de lire avec fruit les mémoires les plus circonstanciés et les ouvrages les plus documentés. Mis bientôt en éveil par quelques observations insolites, et progressivement entraîné par l'intérêt du sujet, j'ai continué mes expériences bien au delà du terme que je m'étais primitivement assigné.

Dès les premiers essais, je me suis placé dans les conditions les meilleures, en utilisant des Souris sauvages de plusieurs provenances. Les unes ont été capturées dans les serres du Muséum, les autres à la Commanderie, propriété de mon ami A. CHAPPELLIER, située dans le Loiret. Ultérieurement, mon précieux auxiliaire J. GATELLIER m'en a procuré d'une autre partie du même département, tandis que mon ami F. MONPIL-

LARD m'en envoyait du département de l'Aude. Quelques achats chez les marchands m'ont fourni les albinos nécessaires.

Naturellement, tous ces animaux ont été soigneusement essayés. Les cultures pures ont montré que les Souris sauvages constituaient des lignées parfaitement constantes, du moins au point de vue de la coloration des poils, des dispositions des membres et du nombre des orteils. Des croisements de contrôle ont donné toutes les précisions indispensables au sujet de l'ascendance des Souris blanches ; j'ai pu ainsi me rendre compte que l'une de mes lignées ne descendait certainement pas de Souris panachées, ce qui était, au contraire, le cas pour d'autres.

Très petitement installé au début, je possédais à peine une dizaine de couples logés dans les cages que fournit communément le commerce. Ce sont des caisses en bois divisées en deux compartiments qui communiquent entre eux par un orifice mesuré à la taille des Souris. L'un des compartiments est fermé en dessus par un grillage fixe, l'autre par un couvercle plein qui s'ouvre de bas en haut. Ce dispositif rend très difficile le contrôle des naissances et les diverses manipulations qu'exige l'élevage. Ordinairement, en effet, les Souris nichent dans le compartiment obscur ; il faut donc constamment soulever le couvercle. Cette pratique ne présente aucun danger avec les Souris blanches, passées à l'état d'animaux apprivoisés ; elle favorise au contraire l'évasion des Souris sauvages, qui conservent pendant longtemps de tout autres allures. Je songai, un instant, à utiliser les bocaux en verre souvent employés dans les laboratoires ; mais ils ne facilitent guère les manipulations, ni l'entretien des animaux. L'ingéniosité réfléchie de J. GATELLIER vint me tirer d'embarras. Par ses soins, la cage en bois primitive fut bientôt transformée et rendue tout à fait pratique ⁽¹⁾. Un couvercle en zinc, glissant dans une rainure latérale, ferme le compartiment obscur ou nid ; une seconde rainure, pratiquée à 5 millimètres au-dessus de la précédente, permet de placer un grillage mobile. L'orifice de communication des deux compartiments est muni d'une trappe ; enfin le compartiment grillagé, ou promenoir, est fermé sur le

(¹) GATELLIER. L'élevage des Souris au laboratoire. *Biologica*, 1911.

devant par une porte en zinc glissant verticalement dans une coulisse (fig. 1). Lorsqu'on veut examiner simplement l'état d'un couple, on place le grillage mobile et l'on tire le couvercle en zinc ; au moyen d'une baguette de verre on fait déplacer les bêtes, si besoin en est ; l'inspection dure aussi longtemps qu'il convient, sans entraîner aucun risque. Pour examiner en détail tous les individus d'une portée, il suffit de chasser le couple-parent dans le promenoir. On y parvient facilement en faisant l'obscurité dans ce compartiment, les Souris se précipitant géné-

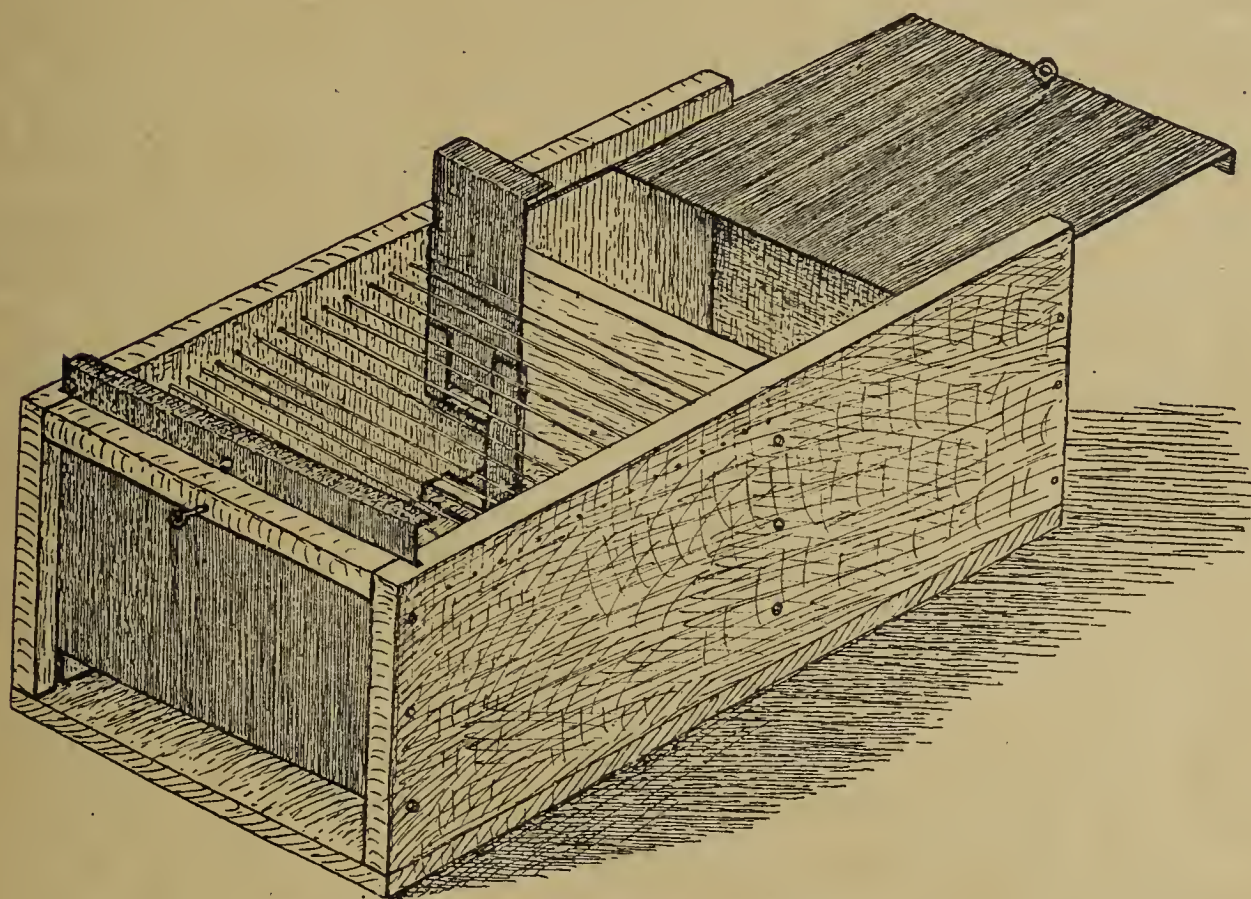


Fig. 1. — Cage pour l'élevage des Souris.

ralement vers les parties les moins éclairées ; la trappe une fois baissée, on peut, tout à l'aise, se livrer à un examen minutieux des Souriceaux. En bloquant alternativement les animaux dans un compartiment et dans l'autre, on procède également à l'entretien journalier des boîtes. Il faut, en effet, renouveler fréquemment, sinon les graines, du moins le pain mouillé qui est utile, voire nécessaire, aux Souris. Surtout, il importe de maintenir une grande propreté. Chaque jour toutes les cages sont passées une à une en revue, et nettoyées aussi souvent qu'il est utile. Cette hygiène est indispensable pour obtenir un élevage convenable. Je n'ai jamais eu, de ce chef, le moindre

déboire. Confinées dans un étroit espace, mes diverses lignées se sont perpétuées d'une manière très satisfaisante. Ceux des couples sauvages qui ont donné des portées se sont reproduits abondamment ; et quant aux Souris domestiques, elles se sont toujours montrées très prolifiques. Si certaines lignées ont eu une faible fécondité, cela ne tenait nullement au mode d'élevage. Je ne puis donc comprendre l'assertion de MORGAN ⁽¹⁾, qui attribue au confinement la fécondité réduite des Souris qu'il a étudiées. Dans mes cages, des couples isolés se sont très normalement reproduits, les portées successives étant mises à part dès qu'elles se suffisaient à elles-mêmes ; bien mieux, j'ai pu laisser s'accumuler plusieurs générations, comprenant chacune plusieurs portées, de façon à remplir quasiment une cage, sans porter sérieusement atteinte à la fécondité.

J. GATELLIER qui, aidé par sa femme, avait assumé le labeur fastidieux des soins matériels, examinait tous les matins le contenu des diverses cages — et, à un moment donné, je n'en possédais pas moins de 350 en activité. Il ne se contentait d'ailleurs pas d'accomplir une besogne mécanique ; il notait les naissances au jour le jour et me signalait, en observateur informé, les particularités qui lui paraissaient mériter un examen immédiat. Au cours de cette longue recherche, J. GATELLIER a donc été pour moi le plus précieux des auxiliaires, presque un collaborateur, et je tiens à lui rendre ce public hommage, en lui renouvelant mes remerciements. — J'ajouterai que toutes mes boîtes d'élevages étaient disposées sur des rayons superposés, le long du mur, à la manière d'une bibliothèque. Ce dispositif rend l'examen d'une série à la fois rapide et facile. J'ai pu ainsi, au cours de 8 années, suivre de très près 14 lignées différentes et réaliser des essais variés.

A coup sûr, je n'ai point tout vu, et telle n'était pas ma prétention ; mais des milliers de Souris ont passé entre mes mains, j'ai multiplié les croisements et j'ai mis en évidence plusieurs faits nouveaux. De certains d'entre eux on a pu dire, et on m'a dit, qu'ils sont exceptionnels, entendant par là qu'ils n'ont,

⁽¹⁾ T.-H. MORGAN. The influence of heredity and of environment in determining the coat color in Mice. *Annals of the New-York Academie of Sciences*, 1911, page 99.

au point de vue général, qu'une médiocre valeur. L'objection ne porte pas ; elle repose sur une confusion regrettable, consistant à croire qu'un grand nombre de faits concordants suppriment un petit nombre de faits discordants ; de tous les faits réunis se dégagerait une moyenne, dans laquelle l'accidentel disparaîtrait pour ne laisser subsister que le normal. Cette manière de voir est rigoureusement vraie lorsque l'« exception » n'est qu'un cas particulier d'un même processus général. Une simple modification en plus ou en moins implique, évidemment, non pas une condition nouvelle, différente des conditions qui déterminent à l'ordinaire un processus, mais une oscillation légère de ces conditions dans un sens ou dans un autre. Par contre, lorsque l'« exception » est en opposition flagrante avec l'ensemble des faits connus ou, du moins, avec la théorie générale formulée d'après ces faits, cette « exception » ne disparaît plus, elle ne peut plus disparaître dans une moyenne ; à elle seule, elle suffit pour mettre la théorie en défaut et lui enlever le caractère de généralité auquel elle prétendait. L'exception démontre que les conditions habituelles d'un phénomène ne sont pas des conditions nécessaires ; elle fait ressortir des conditions nouvelles, peu fréquemment réunies sans doute, néanmoins susceptibles de l'être, et qui doivent entrer en ligne de compte dans l'exposé d'une théorie générale. A tous égards, l'exception est importante ; elle apporte un élément de précision que l'on n'a pas le droit de négliger dans une recherche vraiment scientifique. En se multipliant, du reste, les « exceptions » s'imposent fortement à l'esprit et conduisent à examiner de près toutes celles que les généticiens actuels, dominés par une idée préconçue, tentent de réduire au moyen d'interprétations plus ingénieuses que solides.

Les clartés que j'ai ainsi obtenues m'ont montré sous un jour singulier les faits rapportés par différents auteurs. J'ai confronté leurs explications avec mes constatations ; j'ai recherché dans quelle mesure leurs hypothèses tenaient compte de la structure et du fonctionnement de la substance vivante, dans quelle mesure elles reposaient, au contraire, sur une structure et un fonctionnement imaginaires, résultant de l'interprétation pure de données morphologiques. Ces investigations diverses m'ont conduit à certaines conclusions qui s'écarter-

tent notablement des idées actuellement reçues. En bref, celles-ci pourraient s'exprimer en disant que les néo-mendéliens n'ont développé que le côté morphologique et statique de l'œuvre admirable de NAUDIN et MENDEL, négligeant le côté physiologique, qui est l'essence même de l'hérédité.

Mais celle-ci ne peut être étudiée seule. Dès qu'on l'examine, l'étude de la variation s'impose aussitôt, sous ses divers aspects et avec toutes ses conséquences. Elle s'impose d'autant mieux que les spéculations néo-mendéliennes tendent à présenter la variation sous l'aspect nouveau et fort inattendu d'un phénomène statique, se réduisant à des combinaisons de « caractères » toujours comparables à eux-mêmes : la variation se confondrait avec la fixité. Si étrange que paraisse cette conception, il importe de l'examiner avec attention ; mes élevages m'en ont fourni de multiples occasions. Mais ils m'ont conduit aussi à envisager la variation à d'autres points de vue. Tenant compte alors des circonstances variées qui entraînent un changement de l'organisme, j'ai été amené à concevoir, pour la variation en général, un déterminisme qui se confond avec l'interaction de l'organisme et de son milieu.

D'une manière constante, du reste, dans l'interprétation des résultats de mes expériences, c'est le déterminisme même des phénomènes qui m'a préoccupé, comme étant le seul but que doive poursuivre un biologiste. Décrire des faits isolés ou des successions de faits ne mène qu'à l'accumulation de matériaux et ne fournit que des indications. Réunir les faits par des hypothèses, qui ne sont autre chose que ces faits eux-mêmes sous un autre nom, ne donne qu'une connaissance illusoire. Or, on peut se demander, et je me suis demandé, si les théories néo-mendéliennes n'étaient pas précisément cela. Outre qu'elles construisent de toutes pièces un mécanisme au moins contestable, elles traitent par préterition le déterminisme lui-même, passant rapidement sur les questions fondamentales — comme celles de la dominance, — ou fournissant sur d'autres, — comme celles des intermédiaires — des explications fort ingénieuses, mais que contredisent à la fois les données expérimentales et la théorie elle-même dont elles font partie, ou qu'elles prétendent compléter.

A vrai dire, la recherche du déterminisme des phénomènes

de l'hérédité et de la variation n'a jamais retenu l'attention des auteurs anciens et modernes ; et peut-être faut-il voir là l'une des raisons pour lesquelles l'étude de ces questions fondamentales de la Biologie progresse si lentement. Si les mots changent, au cours du temps, les conceptions générales conservent un air de famille. A des degrés divers, toutes sont empreintes d'un certain mysticisme, car toutes, les plus actuelles même, implicitement ou non, consciemment ou non, paraissent considérer l'hérédité comme un mystère et la substance vivante comme imprégnée d'un principe immatériel.

L'étude des théories relatives à l'hérédité et à la variation est, à cet égard, caractéristique.

CHAPITRE II

LES THÉORIES DE L'HÉRÉDITÉ

En dépit des travaux nombreux qu'a suscités le problème de l'hérédité, il ne semble pas, en effet, que les biologistes soient parvenus à une solution scientifique tenant uniquement compte des données de l'expérience et de l'observation. Les théories les plus récentes, les plus bruyantes aussi, s'enferment dans un point de vue assez étroit qui, s'il fournit quelques explications partielles provisoires, n'envisage certainement pas le phénomène dans son ensemble. Toutes ces théories, du reste, réalisent ce paradoxe de réduire l'hérédité à un fait statique ; elles aboutissent, en conséquence, à rendre vie au dogme de la fixité, que l'on avait de bonnes raisons de croire à jamais écarté des spéculations scientifiques dont il est la négation. La cause profonde de cet état de choses réside, ce semble, en ceci que l'étude de l'hérédité reste une étude de morphologie. Qu'ils le veuillent ou non, les biologistes ne rattachent pas, autant qu'il le faudrait, la forme au fonctionnement dont elle dérive ; au lieu de chercher à pénétrer jusqu'à ce fonctionnement pour remonter ensuite à la forme, ils redescendent bien plutôt de celle-ci à celui-là. Au fond, ils déduisent le fonctionnement de la forme et déduisent ensuite la forme du fonctionnement supposé : ils expliquent ainsi la morphologie par elle-même et tournent indéfiniment dans un cercle.

Assurément, l'aspect extérieur d'un organisme et de ses parties fournit un précieux moyen d'information. Suivant la très juste comparaison d'Alfred GIARD, il équivaut à un procédé graphique ; mais il ne dépasse pas la portée de cette technique. De même qu'il faut constamment éclairer un graphique par tout un ensemble de données diverses, de même il faut toujours

éclairer la morphologie. Un graphique n'a de sens que si l'on sait déjà à quoi il correspond ; il ne révèle pas l'existence d'une diastole et d'une systole cardiaques ; il ne renseigne pas sur la signification de la période latente d'excitation musculaire et moins encore sur l'essence même de la contraction. De même, la morphologie ne nous apprend rien sur un mécanisme biologique quelconque si nous ne prenons, par ailleurs, des informations circonstanciées. C'est ce que, d'une façon très générale, ont presque entièrement négligé tous les auteurs qui ont étudié l'hérédité.

*
* *

Dès le début, le terme d'hérédité impliqua l'idée de permanence, mais au double point de vue de la permanence irréductible de propriétés inhérentes à l'organisme et de la possibilité de changements relatifs, constituant l'une de ces propriétés. Varier serait, positivement, une manifestation de l'hérédité. C'est l'idée que l'on trouve nettement exprimée par Prosper LUCAS, le premier théoricien dont les spéculations ont fait autorité pendant de longues années ⁽¹⁾. Envisageant surtout les maladies, P. LUCAS admet pour elles l'*hérédité de similitude* et l'*hérédité de métamorphose*. Une maladie est héritée en tant que telle ; elle existe, bien déterminée, dès le moment de la conception ; elle évolue avec l'organisme, puis elle éclate à un moment donné, avec tous ses *caractères*, sans l'intervention d'aucune action étrangère. Mais il s'agit de caractères généraux qui n'excluent pas un certain degré de variabilité, si bien que « l'espèce morbide » peut, « sans sortir de son type », subir « des mutations de formes ou de lésions ».

Peu après LUCAS, B.-A. MOREL adopte des vues analogues, opposant l'*hérédité similaire*, considérée comme rare, à l'hérédité avec transformation ou *hérédité progressive*, considérée comme fréquente. La variation, propriété de l'hérédité, ne saurait être plus clairement exprimée ⁽²⁾. La même idée se retrouve

⁽¹⁾ Prosper LUCAS, *Traité philosophique et physiologique de l'hérédité naturelle dans les états de santé et de maladie du système nerveux*; Paris, 1850, 2 vol.

⁽²⁾ B.-A. MOREL, a) *Traité des dégénérescences physiques, intellectuelles et morales de l'espèce humaine*, Paris, 1857.

b) Des caractères de l'Hérédité dans les affections nerveuses, *Arch. gén. de médecine*, sept. 1859.

chez d'autres auteurs et FAIVRE⁽¹⁾, par exemple, avance que « l'hérédité assure la permanence des traits distinctifs ; mais nous savons aussi qu'elle amène dans les descendance des variations étranges, qu'elle réalise le type en le diversifiant ».

Pareille interprétation conduisait fatalement à faire de l'hérédité une force interne indépendante de l'organisme, un véritable facteur de variation en même temps qu'un facteur de transmission. Nous apercevons fort bien, aujourd'hui, l'origine de cette croyance et des conséquences qui en découlent. L'apparente variabilité des descendants d'un couple donnait l'impression d'un changement véritable. Et ce changement, paraissant se produire en dehors de toute intervention extérieure, entraînait à admettre une action interne qui devait fatalement se confondre avec l'hérédité même.

Cette croyance à l'hérédité-facteur est, d'ailleurs, très générale. On la retrouve même chez les auteurs qui, vers le milieu du XIX^e siècle, ont essayé d'analyser les phénomènes en étudiant les produits de croisements entre organismes différant les uns des autres à un degré plus ou moins marqué. Qu'il s'agisse de faits d'observation ou de faits expérimentaux, ces auteurs ont constamment négligé de se placer dans des conditions rigoureusement contrôlées et n'ont pas, d'ordinaire, opéré sur un nombre suffisant d'individus. Les faits essentiels leur ont donc échappé et ils n'ont point soupçonné la nature véritable de l'hérédité. Aussi, DARWIN peut-il écrire, en 1859, « que les lois qui régissent l'hérédité sont pour la plupart inconnues »⁽²⁾, et trouve-t-il « merveilleux » le fait de la transmission⁽³⁾.

Observateurs ni expérimentateurs n'avaient eu soin d'étudier à l'avance les races qu'ils croisaient et n'utilisaient point le procédé statistique. Voyant reparaître des particularités morphologiques disparues depuis plusieurs générations, ils ont cru découvrir, dans cette réapparition, l'effet de la « puissance de l'hérédité »⁽⁴⁾ ; ils ont estimé variable cette « puissance de transmission », car un certain nombre d'individus, provenant des mêmes parents et traités de la même manière, « transmettent

(1) ERDEST FAIVRE, *La variabilité des espèces et ses limites*, Paris, 1868.

(2) CH. DARWIN, *Origine des espèces*, Paris, 1882, p. 14.

(3) CH. DARWIN, *De la variation des animaux et des plantes sous l'action de la domestication*, Paris, t. II, p. 2.

(4) CH. DARWIN, *Variation*, p. 4.

une particularité qu'un certain nombre d'entre eux ne transmettent pas » ⁽¹⁾. Cette force héréditaire, pensent-ils, se manifesterait d'ailleurs de diverses façons ; elle provoquerait, en particulier, d'une manière constante, le « retour au type » des produits issus d'un croisement entre individus morphologiquement différents.

Les effets immédiats de ces croisements dépendraient du degré de parenté des individus accouplés. GODRON ⁽²⁾, par exemple, distingue soigneusement, à ce point de vue, les hybrides d'espèces et ceux de variétés ; les premiers tiendraient à la fois des deux générateurs, tandis que les seconds tiendraient spécialement de l'un ou de l'autre ; chez eux, dit-il, « le caractère de l'un des deux parents domine ». Il ajoute même que le caractère dominant serait, le plus souvent, celui du père et cite divers exemples, entre autres, celui du Ver à soie chez qui, suivant CORNALIA, le croisement réciproque donnerait des produits différents. DARWIN ne distingue pas entre hybrides d'espèces et de variétés. Envisageant dans leur ensemble, les produits des croisements à la première génération, il admet qu'ils sont, en général, intermédiaires entre les deux parents ⁽³⁾, tout en reconnaissant que « dans plusieurs cas il y a des individus, des races ou des espèces qui exercent, quant à la transmission de leurs caractères, une influence prépondérante ». Constatant, en outre, la persistance de « certains traits semblables » dans certaines familles, en dépit de croisements multiples et variés, il pense qu'« un ancêtre, et quelques autres après lui », ont « eu une puissance très grande de transmission ».

Il ne s'agit donc ici que de notions assez imprécises. L'hérédité apparaît comme un phénomène « merveilleux », derrière lequel les observateurs croient deviner l'existence d'une « force » de nature inconnue, présidant à la « transmission des caractères ».

Mais où l'interprétation fait implicitement appel à quelque propriété mystérieuse, c'est lorsqu'elle essaie de rendre compte de la constitution morphologique des hybrides de deuxième

⁽¹⁾ CH. DARWIN, *Variation*, p. 51.

⁽²⁾ A. GODRON, *De l'espèce et des races dans les êtres organisés*, Paris, J.-B. Baillière, 1859, t. I, p. 212.

⁽³⁾ DARWIN, *Variation*, p. 28.

génération. La réapparition, chez les petits-enfants, des caractères des grands-parents, si frappante dans bien des cas, devient, sous la plume des auteurs, le « Retour au type », l'« Atavisme ». A ce sujet des discussions se sont élevées entre les anciens observateurs ; Max WICHURA, qui s'occupait exclusivement de Saules, niait le « Retour au type », GAERTNER l'affirmait et NAUDIN ⁽¹⁾ montrait, expérimentalement, la réapparition des formes parentes.

DARWIN a tenté d'analyser ce processus, mais il a complètement échoué. Suivant son habitude, il cite un très grand nombre d'exemples qu'il répartit en catégories diverses :

a) L'apparition, « chez les races pures », d'une forme ancestrale ou supposée telle ; par exemple, la production de Pigeons bleus, rappelant *Columba livia*, par un couple de Pigeons d'une autre couleur ;

b) Le retour au type primitif d'animaux ou de plantes domestiques rendus à l'état sauvage ;

c) La ressemblance des descendants d'hybrides avec les individus formant le couple initial.

DARWIN insiste surtout sur ce dernier cas. Il admet, d'une façon générale, une influence ancestrale indéterminée ; particulièrement efficiente chez les produits du croisement de deux races distinctes, produits qui « offrent toujours une forte tendance à faire retour à l'une des formes parentes, ou même à toutes deux » ⁽²⁾.

D'autres auteurs ont envisagé ce phénomène avec quelque scepticisme. Dans son célèbre mémoire sur l'*Hybridité animale*, Paul BROCA se demande si le « retour » correspond à la réalité, si « la nature pousse l'horreur des nouveaux types jusqu'à intervertir les phénomènes ordinaires de l'hérédité et jusqu'à contraindre tôt ou tard tous les hybrides à revêtir, au lieu des formes de leurs parents et de tous leurs ascendants depuis trois ou quatre générations, les formes d'un ancêtre plus éloigné, sous prétexte que celui-ci était réputé d'espèce pure, et que ceux-là sont certainement de race croisée » ⁽³⁾. Tout en

⁽¹⁾ Ch. NAUDIN Recherches sur l'Hybridité. *Nouvelles Archives du Museum*, t. I, 1865.

⁽²⁾ Ch. DARWIN. *Variation*, t. II, p. 36.

⁽³⁾ Paul BROCA. Recherches sur l'hybridité animale en général et sur l'hybridité humaine en particulier. *Journal de la Physiologie de l'Homme et des Animaux*, t. I, II, III, 1858-1860, p. 542 du tirage à part.

reconnaissant que les « ressemblances héréditaires franchissent une ou plusieurs générations », il lui paraît improbable, cependant, qu'un type reparaisse « absolument inaltéré » et redevienne absolument permanent. Le retour complet et spontané ne lui semble pas reposer sur des données bien observées. Il montre que des expériences de FLOURENS, qui sont censées faire la preuve de ce retour, ne prouvent véritablement rien. FLOURENS obtient une hybride *Chacal* $\times$ *Chienne* d'aspect intermédiaire entre celui des deux parents. Il l'accouple avec une Chienne et obtient un produit « quart Chacal et trois-quarts Chien » ; il accouple ce nouveau produit avec une Chienne et procède de la même manière une quatrième fois. Les hybrides du « quatrième sang ($1/16$ Chacal, $15/16$ Chien) ont entièrement perdu les caractères de l'espèce Chacal et peuvent être considérés comme de véritables Chiens ». Par une manœuvre inverse, FLOURENS « ramène » les hybrides à l'espèce Chacal ⁽¹⁾. Avec juste raison, BROCA se demande ce qui serait arrivé « si FLOURENS, au lieu de croiser et recroiser ses hybrides, les avait alliés entre eux ». Ces expériences, négligées par FLOURENS, BROCA les trouve toutes faites dans l'élevage de Léporides poursuivi pendant plus de dix ans par un agriculteur de la Charente, A. Roux. Les hybrides de première génération ressemblent beaucoup plus au Lapin qu'au Lièvre. Des raisons d'ordre pratique conduisirent à croiser avec un Lièvre un hybride de première génération ($3/4$ Lièvre, $1/4$ Lapin), puis le « quarteron ainsi obtenu avec un hybride de première génération ». Les qualités du Léporide résultant engagèrent Roux à multiplier exclusivement une « race » parfaitement féconde et qui aurait été stable.

Mais les affirmations de Roux, acceptées par BROCA, reposaient sur une erreur d'observation. Les élevages étaient insuffisamment surveillés, de sorte que les accouplements ne s'effectuaient pas toujours entre hybrides. Des Léporides d'Angoulême mis en reproduction au Jardin d'Acclimatation, sous la surveillance d'Is. GEOFFROY SAINT-HILAIRE, donnèrent rapidement des descendants semblables au Lapin. D'autre part, l'examen

(¹) KOELREUTER, GAERTNER et autres ont fait, avec les plantes, des expériences analogues pour transformer une espèce en une autre. Elles n'ont pas plus de sens, à ce point de vue, que celles de FLOURENS.

fait par SANSON de Léporides provenant d'un autre élevage, le conduisit à trouver des individus identiques au Lapin et d'autres très voisins du Lièvre ⁽¹⁾. Le « retour au type » ressortait en somme, et en dépit de BROCA, de l'expérience la mieux suivie. Nous savons aujourd'hui ce qu'il faut exactement en penser.

Vers la même époque, d'autres faits avaient retenu l'attention. Prosper LUCAS mentionne plusieurs cas de « caractères » limités à un sexe, telles les saillies épidermiques cornées de la famille Lambert, qui existaient seulement chez les hommes. SEDGWICK (1861), de son côté, relève une série de particularités affectant presque exclusivement le sexe mâle, mais transmises par les femmes, ce que l'on appelle aujourd'hui l'*hérédité gynéphore*.

La durée de la transmissibilité des caractères préoccupait aussi les anciens naturalistes, mais ils n'avaient, à ce sujet, aucune opinion bien arrêtée. DARWIN constate qu'il ne paraît y avoir aucune relation « entre la puissance de transmission d'un caractère et le temps pendant lequel il a été transmis ».

Les observateurs, en définitive, avaient fait une série de constatations, mais sans précision. N'essayant pas d'aller au fond des choses, l'hérédité leur semblait difficile à comprendre et difficile à expliquer. Aussi, ceux d'entre eux qui tentèrent une explication, crurent-ils devoir recourir à des théories d'un simplisme étonnamment compliqué. Parmi ces interprétations, la Pangenèse de DARWIN se place au premier rang. Elle envisage l'organisme comme un agrégat de parties indépendantes quant à leur formation, leur développement, leur disposition, leur fonctionnement et leurs variations ; ces parties correspondent à des « caractères » également indépendants, qui ne sont, en somme, que des faits locaux, susceptibles d'être isolément transmis par un seul parent. Chacune de ces parties serait représentée par un élément infiniment petit, une *gemmule*, qui existerait dans les éléments sexuels et passerait ainsi des ascendants aux descendants. Chez ceux-ci, chaque gemmule se développerait ou demeurerait à l'état latent, au gré des circonstances ; son sort dépendrait de son union avec

(1) A. SUCHETET. La question du Léporide. *Revue des questions scientifiques*, 1887.

d'autres gemmules dont le développement la précéderait dans l'ontogénèse.

Les *gemmules* ouvrent la série des théories fondées sur les *particules représentatives*, qui font de l'organisme une mosaïque — et de l'hérédité un processus local, purement morphologique, limité à des « caractères » ou aux éléments qui les produisent. Le système de WEISMANN repose essentiellement sur cette idée fondamentale. Mais il va plus loin. Il admet que l'organisme se compose de deux parties distinctes, le *plasma germinatif* et le *plasma somatique*. Le premier passerait directement et sans modifications d'un individu à ses descendants immédiats et médiats ; à chaque génération, il reproduirait le second, strictement individuel et périssable. Le plasma germinatif, qui continue ainsi indéfiniment, renfermerait un nombre incommensurable de *biophores*, parcelles de substance vivante, autonomes, se groupant en *déterminants* qui correspondent aux divers « caractères », s'associant eux-mêmes en *ides*, puis en *idantes* représentant des parties plus étendues de l'organisme. Le mécanisme de l'hérédité n'offre plus, dans ce système, aucune difficulté. Les déterminants sont autonomes et indépendants ; quelques-uns d'entre eux seraient expulsés au cours de la maturation de l'œuf et les caractères correspondants manqueraient, par suite, chez l'individu qui dérivera de cet œuf. De plus, les déterminants antagonistes entreraient en conflit et, suivant le résultat du conflit, tel caractère apparaîtrait à l'exclusion de tel autre. Les déterminants vaincus demeureraient latents et pourraient se développer ultérieurement. La perte de quelques-uns, la disparition momentanée de quelques autres seraient la source unique des variations, si bien que, une fois encore, hérédité et variation se confondent de la façon la plus intime.

Au moment même où naissaient ces théories, Ch. NAUDIN et G. MENDEL, s'ignorant l'un l'autre, le premier à Paris, le second à Brunn, soumettaient les processus héréditaires à des recherches expérimentales précises.

NAUDIN ⁽¹⁾ a clairement compris la nécessité d'opérer sur de grands nombres, de « multiplier assez les individus de même

⁽¹⁾ *Op. cit.*

origine pour avoir chance de rencontrer toutes les modifications dont les formes hybrides sont susceptibles ». De plus, il opère sur de nombreuses espèces, ce qui lui permet de contrôler les résultats obtenus avec les unes par les résultats obtenus avec les autres. En outre, il a soin de croiser entre elles des « espèces légitimes ». Aussi ses expériences gagnent-elles en précision, et ses conclusions s'écartent-elles notablement des assertions émises avant lui. Il constate que, d'une façon générale, les hybrides de première génération sont tous très semblables entre eux. Sans doute, tous les individus d'un même croisement ne sont pas « absolument calqués les uns sur les autres », mais les différences légères qui les distinguent « n'altèrent pas d'une manière sensible l'uniformité générale ».

L'aspect de ces hybrides uniformes ne se ramène pas à une règle unique ; c'est souvent un aspect intermédiaire, parfois à égale distance des deux espèces parentes, parfois beaucoup plus voisin de l'une que de l'autre, parfois, même, les hybrides tiennent d'un parent par certaines parties et de l'autre par certaines autres. NAUDIN ne dit pas qu'un « caractère » en domine un autre, mais il observe, néanmoins, la prépondérance d'un parent sur l'autre.

L'uniformité de première génération ne persiste pas. Dès la deuxième génération, NAUDIN constate la « dissociation des formes hybrides » caractérisée par une tendance à revenir aux formes des espèces croisées ; la disjonction s'opère de telle sorte que les individus appartiennent à trois groupes : les deux formes parentes et les formes hybrides.

Ce double phénomène d'uniformité et de dissociation est, pour NAUDIN, tout à fait essentiel ; et il cherche à en donner une explication valable. L'uniformité dériverait, non pas de l'influence d'un sexe sur l'autre, comme d'aucuns le prétendent, mais de « la prépondérance marquée qu'exercent beaucoup d'espèces dans leurs croisements ». Explication, certes, un peu vague, qui pourrait, néanmoins, se traduire aujourd'hui en un langage plus précis. Elle dérivait de l'idée que la différence entre les espèces réside dans leur « essence ». Un hybride résulte de la réunion de deux essences « qui se contrarient mutuellement et sont sans cesse en lutte pour se dégager l'une de l'autre ». Dès lors, le processus de dissociation devient très

clair ; il s'effectue « *dans le pollen et les ovules de l'hybride* ». Si, par exemple, des grains de pollen appartiennent totalement à l'espèce du père, d'autres totalement à l'espèce de la mère, si la dissociation s'opère de la même manière pour les ovules, il se produira, au gré des rencontres, des plantes du type paternel, d'autres du type maternel et d'autres hybrides.

Ainsi sont mis en lumière les faits essentiels de l'hérédité et leur explication fondamentale : l'uniformité des produits de première génération avec la prédominance fréquente de l'une des deux formes parentes, la dissociation ultérieure de ces formes, le conflit des « *essences spécifiques* » et leur séparation dans des gamètes différents.

C'est à un résultat analogue qu'aboutit également MENDEL ⁽¹⁾. Il pratique ses expériences sur 22 espèces de Pois, soigneusement suivies en cultures pures avant d'être croisées entre elles. Comme NAUDIN, MENDEL s'attache donc à utiliser des formes bien connues et cherche à obtenir un grand nombre d'individus. Lui aussi constate l'uniformité des produits de première génération. En outre, il remarque que, chez les Pois, les diverses parties des plantes hybrides ressemblent exclusivement à celles de l'une des deux plantes-souches, il distingue les *caractères dominants*, apparents chez l'hybride, et les *caractères récessifs*, demeurés à l'état latent. Toutefois, il constate aussi l'uniformité sans la ressemblance complète avec l'un des parents, car le croisement d'un Haricot à fleurs blanches avec un Haricot à fleurs pourpres donne des hybrides à fleurs colorées, mais d'une teinte moins vive que le poupre.

A la deuxième génération, MENDEL observe le processus de disjonction. Les caractères récessifs réapparaissent, *dans toute leur intégrité*, chez un certain nombre d'individus ; les caractères dominants persistent chez un certain nombre d'autres. Parmi ceux-ci, les uns ne donneront plus que des descendants à caractères dominants pendant la suite des générations, tandis que les autres donneront, à la fois, des récessifs et des dominants. La disjonction s'effectue suivant un rapport numérique

(1) Gregor MENDEL. Recherches sur des hybrides végétaux. Traduction de A. CHAPPELLIER, in *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XLI, 1907.

constant de 1 dominant, 1 récessif et 2 hybrides. MENDEL exprime ce résultat par une formule frappante. A désignant le caractère dominant, a le récessif, les produits de la deuxième génération se répartissent ainsi :

$$A + 2Aa + a.$$

La formule s'applique à tous les cas dans lesquels les individus parents ne diffèrent que par un seul « caractère ». En étudiant de la même manière les croisements entre plantes qui diffèrent par deux caractères, MENDEL relève une importante complication ; les produits de seconde génération ne se répartissent plus seulement en 3 catégories, mais en 9, qui représentent autant de « combinaisons » des caractères envisagés. Désignant par A et B les caractères de l'un des parents, par a et b les caractères de l'autre, l'hybride de première génération correspondra à la formule $AaBb$. Quant aux hybrides de seconde génération, ils auront respectivement pour formule : AB , Ab , aB , ab , ABb , aBb , AaB , Aab , $AaBb$. En conséquence, A et b d'une part, a et B d'autre part coexistent chez certains individus, comme si ces individus avaient « échangé » leurs caractères.

Les « combinaisons » de ce genre se multiplient d'autant plus que le nombre des différences est plus grand. Dans tous les cas, les résultats se ramènent à des proportions définies. Parmi ces combinaisons, quelques-unes sont stables et se perpétuent indéfiniment dans la suite des générations, telle Ab et aB ; ces combinaisons stables seront d'autant plus nombreuses que le nombre des caractères échangés sera lui-même plus considérable.

Toutefois, la disjonction n'aurait pas toujours lieu. Les hybrides de certains *Hieracium*, d'aspect intermédiaire, donneraient, par auto-fécondation, des plantes de même aspect. Ce résultat concorde avec celui que WICHURAN avait anciennement obtenu en croisant des Saules ⁽¹⁾.

MENDEL cherche, tout naturellement, l'explication de ces faits dans les qualités des cellules polliniques et ovulaires. Il

⁽¹⁾ G. MENDEL. Sur quelques hybrides d'*Hieracium* obtenus par fécondation artificielle, 1869. Traduction CHAPPELLIER, *loc. cit.*

admet qu'un hybride produit des éléments sexuels de plusieurs sortes, autant que de combinaisons possibles. Celles-ci s'effectuent forcément au hasard et la fréquence de chacune d'elles dépend des probabilités. Les combinaisons stables résulteraient de « la coopération de facteurs absolument de même nature ». Mais ces facteurs, parfaitement indépendants et interchangeables, forment aussi des associations hétérogènes qui se disjoignent facilement. Bien mieux, tel caractère qui paraît unique ne serait parfois qu'un effet d'ensemble, résultant de l'alliance d'un certain nombre de caractères élémentaires; par exemple, le croisement de *Phaseolus multiflorus*, à fleurs rouges, et de *Ph. nanus*, à fleurs blanches, donne, à la première génération, des individus diversement colorés, allant du rouge pourpre au blanc en passant par le violet pâle. MENDEL se demande si le rouge pourpre ne résulterait pas de la convergence d'une série de « caractères indépendants » A_1 , A_2 , etc., chacun pouvant exister séparément, s'allier avec un ou plusieurs des autres et avec le caractère « couleur blanche »; ils formeraient alors des combinaisons $A_1a + A_2a +$ etc. offrant toute une gamme de teintes. Quant aux hybrides d'aspect intermédiaire et le conservant sans disjonction dans la suite des générations, ils produiraient des cellules sexuelles toutes semblables entre elles et à celles de l'hybride initial.

✓ Ainsi MENDEL et NAUDIN ont fait les mêmes constatations essentielles : uniformité des hybrides de première génération, disjonction des hybrides à partir de la seconde. La première constatation n'a guère retenu MENDEL, tandis que NAUDIN y attache quelque importance. Celui-ci, plus profond, conçoit l'interaction ✓ des gamètes et non simplement leur union; celui-là, par contre, pousse plus loin l'analyse, en ce sens qu'il compare une à une les parties des hybrides des diverses générations aux parties correspondantes des parents, il utilise le procédé statistique pour exprimer les résultats expérimentaux. Ces résultats, comparables chez les deux initiateurs de la génétique moderne, les ont conduits tous deux à placer l'origine des processus dans la formation des cellules sexuelles. Tous deux ont compris que les gamètes d'un hybride diffèrent les uns des autres et que la fécondation, s'effectuant au hasard, produit des individus dissemblables. Ni l'un ni l'autre, d'ailleurs, n'ont cru que la dis-

jonction fût un phénomène nécessaire : ils ont admis l'existence d'hybrides intermédiaires stables.

Entre la conception de NAUDIN et celle de MENDEL existe, néanmoins, une divergence marquée. Tandis que celui-ci, strictement attaché à la forme extérieure, n'hésite pas à considérer l'organisme comme un assemblage de parcelles indépendantes, autonomes et interchangeableables, celui-là, bien au contraire, envisage l'organisme dans son entier. Beaucoup moins morphologiste que son émule, il voit dans les dispositions extérieures la manifestation des « essences spécifiques ». Rien, dans son texte, ne permet de croire que ce mot désigne quelque principe immatériel et mystérieux ; pour être imprécise, l'idée qui se cache derrière les essences spécifiques n'en est pas moins très voisine de l'idée contemporaine de constitution physico-chimique se traduisant par un ensemble de dispositions morphologiques. Au surplus, remarquons-le, cette vue d'ensemble de l'organisme n'empêche pas NAUDIN de pénétrer dans le détail. Il ne lui échappe pas que les diverses parties d'une plante hybride ressemblent respectivement soit au parent mâle, soit au parent femelle ; mais, à ses yeux, ces parties ne sont pas autant de morceaux juxtaposés, se développant indépendamment, indéfiniment interchangeableables, toutes ces parties sont solidaires, et l'aspect extérieur dépend du mode de disjonction des « essences spécifiques » qui tendent « à se séparer sur les parties d'organes ou des organes différents ».

Cette manière d'exprimer le phénomène est évidemment beaucoup moins précise que celle qui consiste à suivre des « caractères » à travers les générations. En réalité, comme nous le verrons, si les « caractères » ont permis une analyse immédiate plus serrée en apparence, en donnant un corps aux hypothèses prudentes de MENDEL sous l'influence de DARWIN et de WEISMANN, ils ont également conduit à la notion de « facteurs », particulièrement imprécise dans son illusoire précision. NAUDIN ne compte pour ainsi dire plus actuellement ; la plupart des auteurs étrangers feignent de l'ignorer ou ne le citent que d'une manière incidente. Tout le mérite des découvertes est exclusivement attribué à MENDEL. C'est de son œuvre que, logiquement ou non, découlent toutes les idées contemporaines sur l'hérédité et la variation.

De cette dernière, du reste, il n'est guère question qu'à titre de corollaire, presque négligeable, des processus héréditaires. D'une façon très générale, il ne s'agit plus aujourd'hui que de « caractères » ou de « facteurs » dont l'assemblage constitue l'organisme et qui, s'associant entre eux, forment des combinaisons variées. Certains « caractères » s'extérioriseraient et d'autres demeureraient latents au gré des circonstances, qui tiennent soit à la qualité des croisements effectués, soit aux excitations exercées par le milieu. H. DE VRIES a fortement contribué, pour sa part, à répandre et asseoir cette conception, qui enlève aux recherches toute valeur scientifique. Une variation n'étant, en effet, que la mise au jour de caractères préétablis, les influences extérieures déterminent l'extériorisation des uns ou des autres, absolument au hasard et sans qu'il y ait aucune relation entre le « caractère » et l'influence. Aux yeux de DE VRIES, en conséquence, les variations sont de simples catégories morphologiques. Les unes se produisent brusquement, sans intermédiaire marqué entre l'ascendant et les descendants : ce sont les *mutations*, ou variations héréditaires qui se transmettent semblables à elles-mêmes et ne sont que l'extériorisation d'un caractère « latent » ; les autres affectent une série d'aspects se reliant entre eux par toute une gamme de transitions, elles demeurent strictement individuelles et ne passent jamais d'une génération aux suivantes : ce sont les *fluctuations*, modification superficielle des caractères extériorisés. Suivant W. Roux l'extériorisation d'un caractère dépendrait alors d'une double influence extérieure, l'une déclencherait le caractère (*facteur réalisant*), l'autre le modifierait dans sa forme et d'une façon toute momentanée (*facteur altérant*) ⁽¹⁾.

Ces distinctions ne résistent pas à l'examen des faits. Renversant l'ordre des phénomènes, les néo-mendéliens appellent *mutation* non plus une variation caractérisée par un certain écart morphologique entre elle et sa souche, mais toute variation héréditaire, quelle que soit la différence qui sépare l'ascendant du descendant ; réciproquement, toutes les variations individuelles seront des *fluctuations*. Parmi elles, L. PLATE ⁽²⁾

(1) W. Roux, Ueber die bei Vererbung blastogener und somatogener Eigenschaften anzunehmenden Vorgänge, *Verhandl. d. nat.forsch. Verein.* Brunn, 1911.

(2) L. PLATE, *Vererbungslehre*, Leipzig, 1913.

distingue, sans préciser beaucoup, les *fluctuations somatiques* ou *somations*, dues à l'influence du milieu, les *fluctuations mutatives*, provenant du mélange de plusieurs « unités héréditaires » de même sens ou de sens contraire, et les *fluctuations mixtes*.

Aucune de ces nouvelles distinctions ne repose sur un critère précis, et les auteurs sont entraînés à admettre diverses exceptions qui rendent vaines toutes les catégories. Celles-ci sont purement verbales et d'autant plus que tous les changements reconnus dans un organisme ne serait qu'un chassé-croisé de « caractères » dont les uns prennent l'état latent et les autres l'état manifesté. En fait, l'organisme demeurerait composé des mêmes parties, ou *unités héréditaires*, il renfermerait toujours les mêmes « facteurs », et l'étude des croisements permettrait seule de connaître la composition factorielle de l'organisme.

C'est à cette étude analytique et statique de l'organisme que les recherches actuelles sur l'hérédité tendent finalement à se limiter ; je dois, avant tout, en donner un exposé détaillé.

CHAPITRE III

L'ANALYSE FACTORIELLE DE L'ORGANISME

A cette analyse, les expériences de MENDEL, certaines d'entre elles tout au moins, servent de point de départ. Mais la multiplication des croisements entre organismes très variés a fait apparaître des modalités assez diverses, qui se répartissent suivant plusieurs catégories.

Toutes, à vrai dire, se ramènent aux principes généraux du néo-mendélisme. Le fait essentiel, dans l'hérédité, serait la disjonction des formes parentes à la deuxième génération d'hybrides ⁽¹⁾. La dominance ou la récessivité n'auraient qu'une importance très secondaire. BATESON ⁽²⁾ et MORGAN ⁽³⁾ sont entièrement d'accord sur ce point. MORGAN néglige la dominance parce qu'elle peut être masquée ou modifiée ; il lui refuse toute importance théorique pour cette raison — assez puérile — que, lorsque l'accouplement de deux variétés produit une série ininterrompue d'intermédiaires, on ne sait auquel des deux « caractères » attribuer la dominance.

Celle-ci servira simplement à établir des distinctions, mais superficielles, car tout aboutit nécessairement à la disjonction. Tout, sans doute, n'y aboutit pas toujours d'une manière évidente, et le travail consiste, précisément, — la disjonction (ou ségrégation) étant donnée — à la faire ressortir par tous les moyens, à retrouver, constamment et quand même, des proportions numériques définies.

Dans les cas simples, aucune difficulté spéciale ne surgit ; ce sont ceux où les organismes accouplés ne diffèrent que par une

(¹) Il est convenu de désigner par P le couple parent et par F₁, F₂, F₃, etc. (initiales de *Filius*) les diverses générations.

(²) W. BATESON, *Mendel's principles of heredity*, Cambridge, 1913.

(³) T.-H. MORGAN, A.-H. STURTEVANT, H.-J. MULLER, C.-B. BRIDGES, *The mechanism of mendelian heredity*, New-York, 1915.

seule particularité morphologique — un « caractère » — l'un est *dominant*, l'autre *récessif*. Les individus de la seconde génération se répartissent alors suivant les proportions indiquées par MENDEL. Un Pois à fleur rouge, par exemple, fécondant un Pois à fleur blanche, ou inversement, donne des Pois à fleurs rouges. Abandonnés à l'autofécondation ces Pois produisent des plantes de deux sortes, correspondant, quant au « caractère » considéré, à chacun des deux parents, sans aucun intermédiaire : des Pois à fleurs blanches et des Pois à fleurs rouges. Les premiers, strictement soumis à l'autofécondation, ne donnent, dans la suite des générations que des pieds à fleurs blanches, comme la race pure d'où ils proviennent. Quant aux seconds, en dépit de leur similitude extérieure, ils appartiennent à deux catégories différentes : l'une renferme des individus de race pure, ou présumée telle, donnant uniquement des descendants à fleurs rouges, l'autre renferme des hybrides qui donnent à la fois des pieds à fleurs rouges et des pieds à fleurs blanches. Le même phénomène se reproduit dans les générations successives, de sorte que tout se passe comme si les hybrides F_1 possédaient deux caractères indépendants et autonomes, se disjoignant au moment de la formation des gamètes. On dit alors, suivant la terminologie admise, que l'hybride est *hétérozygote* par rapport au « caractère » coloration des fleurs. Le qualificatif d'*homozygote* s'applique à tout individu chez lequel le « caractère » considéré est censé ne former qu'une seule sorte de gamètes. Désignant alors par **D** le « caractère » dominant et par **R** le récessif, nous représenterons l'hybride issu de l'accouplement par le symbole **DR**. Cet hybride est supposé produire des gamètes de deux sortes, les uns possédant **D** et les autres possédant **R**. Par suite, si nous accouplons ces hybrides entre eux, les gamètes **D** et les gamètes **R** auront autant de chances de rencontrer leur semblable que leur contraire. En supposant quatre gamètes par pied, les plus grandes chances seront pour que les gamètes s'unissent de la manière suivante :

$\frac{D}{D}$	$\frac{D}{R}$
$\frac{R}{D}$	$\frac{R}{R}$

il en résultera 4 œufs fécondés, correspondant respectivement aux symboles :

DD 2DR RR

soit 1/4 de dominants purs, 1/4 de récessifs purs et 1/2 d'hybrides. Cette proportion théorique se retrouve expérimentalement, surtout quand on opère sur de grands nombres. Lorsque les dominants purs et les hybrides se confondent par l'aspect extérieur, le résultat brut de l'expérience est de 3 à 1 ; dans le cas particulier des Pois, ce résultat serait 3 rouges pour 1 blanc.

Le phénomène présente tout son intérêt quand les organismes croisés diffèrent, non plus par une seule particularité morphologique, mais par deux au moins. En croisant, par exemple, comme l'a fait MENDEL, les Pois à graines rondes (**A**) et albumen jaune (**B**) avec des Pois à graines anguleuses (**a**) et albumen vert (**b**), les hybrides F_1 sont à graines rondes et albumen jaune, ce que l'on exprime en écrivant :

$$AB \times ab = AaBb.$$

Les majuscules correspondent au caractère dominant et les minuscules au caractère dominé. Ces hybrides sont supposés produire, en nombre égal, 4 sortes de gamètes, autant qu'il y a de combinaisons possibles des caractères envisagés : **AB**, **ab**, **Ab**, **aB**. En s'unissant deux à deux, au gré des probabilités de rencontre, ces gamètes donnent 16 combinaisons, ainsi qu'il résulte du tableau suivant obtenu en écrivant dans quatre séries de quatre cases deux lignes de symboles, la supérieure comprenant seulement l'une des sortes de gamètes et l'inférieure la série des quatre sortes :

$\frac{AB}{AB}$	$\frac{AB}{Ab}$	$\frac{AB}{aB}$	$\frac{AB}{ab}$
$\frac{Ab}{AB}$	$\frac{Ab}{Ab}$	$\frac{Ab}{aB}$	$\frac{Ab}{ab}$
$\frac{aB}{AB}$	$\frac{aB}{Ab}$	$\frac{aB}{aB}$	$\frac{aB}{ab}$
$\frac{ab}{AB}$	$\frac{ab}{Ab}$	$\frac{ab}{aB}$	$\frac{ab}{ab}$

Nous avons ainsi :

AABB, **2AABb**, **2AaBB**, **4AaBb**, **AAbb**, **2Aabb**, **aaBB**, **2aaBb**, **aabb**, qui, au point de vue de l'aspect extérieur (fig. 2), correspondent à 9 individus possédant les deux caractères dominants **AB** (graine ronde et albumen jaune), 3 individus à graines anguleuses et albumen jaune **aB**, 3 individus à graines rondes et albumen vert **Ab**, et 1 individu possédant les deux caractères récessifs **ab**. A l'exception de cette dernière catégo-

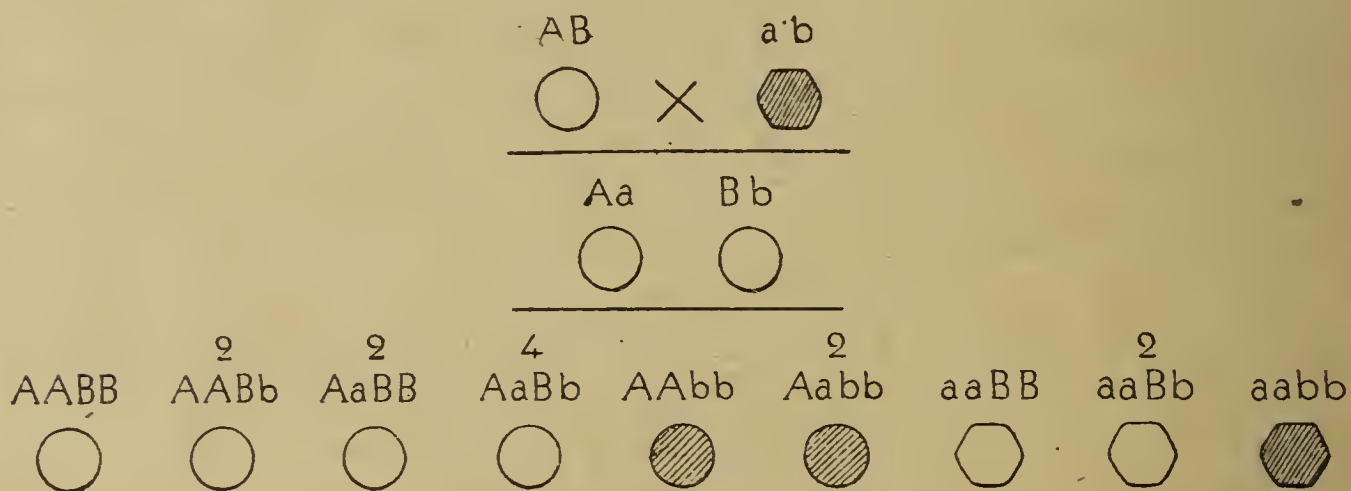


Fig. 2. — Schéma du croisement de deux organismes différant par deux « caractères ».

(A la deuxième ligne Aa et Bb ont été séparés par erreur).

rie, toutes les autres renferment des individus non comparables. Les uns sont dominants purs (**AABB**), les autres sont hétérozygotes pour un caractère et non pour l'autre (**AABb**, **AaBB**, **Aabb**, **aaBb**) ou pour les deux (**AaBb**). Ceux-là se disjoignent dans les générations suivantes, soit pour un caractère, soit pour

deux. D'autres, enfin, sont des hybrides constants et, comparés à leur souche, semblent avoir définitivement « échangé » leurs caractères : graine ronde et albumen vert (**AAbb**) graine anguleuse et albumen jaune (**aaBB**).

Quand les organismes considérés diffèrent par trois particularités **ABC** et **abc**, l'hybride F_1 résultant produirait, en nombre égal, 8 sortes de gamètes : **ABC**, **ABc**, **AbC**, **aBC**, **abc**, **aBc**, **Abc**, **abC**, dont l'union deux à deux s'effectuera suivant 64 modes. Et ainsi de suite. Dans chaque cas se réalisent des combinaisons morphologiques constantes, différentes de celles des parents.

Un certain nombre d'organismes, plantes ou animaux, se comportent comme le Pois : dominance de l'une des formes à la première génération, disjonction à la deuxième, *sans aucun intermédiaire* relativement à un caractère déterminé. Ces organismes se rapportent au Mode *Pisum*.

Tous les organismes ne suivent pas exactement ce mode. Les hybrides F_1 sont bien toujours tous semblables entre eux, mais ils ne se confondent plus, morphologiquement, avec l'un ou l'autre de leurs parents, ils ont un aspect intermédiaire (fig. 3). Une variété de *Zea maïs* à grains *bleus*, fécondée par

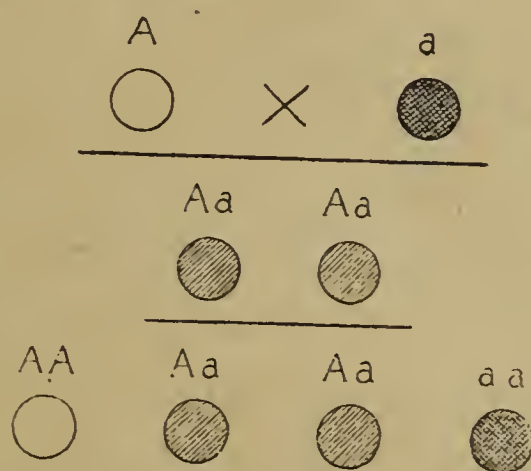


Fig. 3. — Schéma du mode *Zea*.

une variété à grains *jaunes*, donne du Maïs à grains *violet*s. En F_2 , ces derniers grains fournissent des pieds à grains bleus, des pieds à grains violets et des pieds à grains jaunes dans la proportion 1 : 2 : 1. L'aspect intermédiaire ne persiste donc pas ; il caractérise extérieurement les individus

hybrides et permet de les distinguer à coup sûr des dominants et des récessifs; ces hybrides se disjoignent régulièrement dès la deuxième génération. De nombreux organismes suivent le Mode *Zea*. Parfois, les caractères originels semblent fondus l'un dans l'autre dans les hybrides; parfois au contraire ils persistent côte à côte, produisant ou non un effet d'ensemble. Le croisement de Poules noires et de Poules blanches donne la Poule andalouse, hybride instable d'aspect *bleu*. Or cette teinte d'apparence uniforme se résout au microscope, comme l'a montré BATESON, en une mosaïque de taches noires et de taches blanches. Pareille mosaïque est visible à l'œil nu chez d'autres Poules, étudiées par DAVENPORT, qui résultent aussi du croisement d'individus noirs et d'individus blancs.

Ces faits se relient très naturellement à ceux que l'on désigne sous le nom de *dominance incomplète*, caractérisés par l'apparition, chez l'hybride, de particularités appartenant aux deux parents : des Rats à tête noire et corps blanc accouplés avec des Rats de teinte uniforme donnent, par exemple, des Rats avec une tache blanche sur la poitrine.

De même, le Mode *Zea* conduit au Mode en *Série continue* bien décrit par NAUDIN sous le nom « d'hybridité disjointe » et dont on connaît actuellement de nombreux cas. NAUDIN féconde *Datura lœvis* L., dont les fruits sont lisses, par *D. stramonium* L. dont les fruits sont épineux. La première génération d'hybrides comprend une série d'individus dissemblables, formant intermédiaire entre les fruits épineux et les fruits lisses; quelques-uns ont des épines sensiblement plus courtes que celles de *D. stramonium*, d'autres ont des plages lisses entremêlées de plages couvertes de longues épines. Les plages lisses et épineuses occupent des surfaces variables suivant les individus; sur certains fruits, l'une des valves est entièrement lisse et l'autre entièrement épineuse. Le *Phaseolus nanus-multiflorus* de MENDEL est un cas tout à fait superposable.

On connaît des cas analogues chez les animaux. Les croisements de Volailles à crête simple avec des volailles à crête en pois, par exemple, donnent naissance à des individus dont les uns portent une crête simple, les autres une crête en pois et le plus grand nombre des crêtes de formes intermédiaires à tous les degrés. Le même processus se reproduit dans les générations

successives, sans qu'il y ait possibilité de fixer aucune des formes obtenues. L'accouplement de Poules hyperdactyles avec des Poules normales donne des résultats semblables : les descendants sont normaux ou hyperdactyles de manières diverses, aux deux pattes ou à une seule, tantôt à l'une, tantôt à l'autre. Il n'est plus ici question d'uniformité des hybrides de première génération, ni de dominance, ni de ségrégation. Aussi PLATE ⁽¹⁾ propose-t-il de mettre ces cas en dehors de l'hérédité proprement dite. Selon cet ingénieux auteur, il y aurait deux hérédités distinctes, l'une *générale* et l'autre *spéciale*. La première concerne les caractères qui se répètent dans l'une ou l'autre des générations d'une façon plus ou moins imprécise, tandis que la seconde concerne les caractères qui se répètent d'une façon fidèle. Il n'y a pas lieu de s'arrêter à ces distinctions artificielles.

Tous les individus d'aspect intermédiaire ne sont pas nécessairement inconstants. Les anciens hybridologues, GARTNER, WICHURA et autres, affirment avoir obtenu des hybrides parfaitement constants dès la première génération. GARTNER dit avoir suivi pendant 10 générations un *Dianthus armeria-deltoïdes* ; il cite un certain nombre d'autres plantes analogues. D'après WICHURA, les hybrides de Saules se comporteraient de la même manière. MENDEL, de son côté, a obtenu un *Hieracium præaltum-aurantiacum* également stable. De nombreux faits comparables ont été étudiés dans le courant de ces quinze dernières années. L'un des plus remarquables, sur lequel nous aurons à revenir, est celui des Lapins oreilles-longues accouplés avec des Lapins oreilles-courtes. La longueur d'oreille des hybrides F_1 est assez exactement intermédiaire ; celle des hybrides F_2 varie d'un individu à l'autre. Généralement faibles, ces oscillations atteignent pourtant, dans quelques cas exceptionnels, une amplitude assez grande pour se rapprocher de la longueur des oreilles de l'un des deux parents. Dans ces oscillations, les néo-mendéliens voient la marque indubitable d'une ségrégation ; ils l'expliquent par l'hypothèse des facteurs multiples que nous examinerons.

Les catégories que nous venons de passer en revue se relient

(1) *Op. cit.*

entre elles par une série d'intermédiaires ; TSCHERMACK cite, par exemple, l'association du Mode *Pisum* et du Mode *Zea*. D'autre part, tous les passages existent entre le Mode *Zea* et le Mode en *Série-continue* d'un côté, le Mode à *Intermédiaires constants*, de l'autre. On cite également des cas de « Dominance réciproque », de « Dominance renversée », de « Dominance transitoire », et encore des cas de « Dominance patrocline », tels que l'aspect des hybrides F_1 se rapproche davantage de celui du mâle que de celui de la femelle. Ainsi, les hybrides issus du couple *Oenothera muricata* ♀ $\times$ *OE. biennis* ♂ sont très voisins de *biennis*, tandis que les hybrides du couple *OE. biennis* ♀ $\times$ *OE. muricata* ♂ sont plus voisins de *muricata*.

En définitive, au point de vue héréditaire, toutes les possibilités paraissent réalisables. Tenter d'en faire une énumération ne conduirait à rien, et mieux vaut rechercher s'il n'existerait pas un mécanisme général, permettant d'englober cette diversité dans une même explication.

*
* *

Plusieurs biologistes l'ont pensé et quelques-uns ont essayé de relier entre eux les faits morphologiques. De ces essais sont nées deux théories principales qui se disputent actuellement la prééminence : celle de BATESON et celle de MORGAN. Toutes deux s'inspirent des expériences et des vues de MENDEL ; elles en tirent les conséquences qui, suivant elles, en découlent. Négligeant les recherches sur les *Hieracium* et retenant exclusivement les recherches sur les Pois, BATESON et MORGAN estiment que la ségrégation des formes parentes, à partir de la deuxième génération, est le fait capital de l'hérédité. Partant de là, ces auteurs et tous les autres généticiens actuels admettent l'idée des « caractères » indépendants et interchangeableables. Mais les caractères extérieurs ne seraient rien par eux-mêmes, ils ne seraient que le produit d'éléments actifs, autonomes : les unités héréditaires appelées *déterminants*, *gènes* ou, le plus souvent, *facteurs*. L'hérédité se ramènerait alors au mode de dépendance des caractères vis-à-vis des facteurs, et l'étude de l'hérédité ne serait que l'étude des relations des « facteurs » les uns avec les autres.

Cette double définition de PLATE exprime bien l'idée centrale des théories de BATESON et de MORGAN ; mais chacune de celles-ci exploite l'idée d'une manière assez différente.

BATESON ne se préoccupe guère de connaître la nature exacte des « facteurs », ni leur situation dans les gamètes. Il ne recherche pas si la substance de ces gamètes renferme ou non des parties différentes, dont les unes porteraient les qualités héréditaires à l'exclusion des autres ; il repousse même, très explicitement, l'idée weismannienne que les « facteurs » appartiennent uniquement aux éléments du noyau, aux chromosomes. Il examine seulement la ségrégation et la considère comme liée à la formation des gamètes. D'après lui, la répartition des « facteurs » sur ces gamètes s'effectue au hasard pendant la segmentation des gamètes-mère ; et comme les proportions numériques expérimentalement reconnues prouvent l'existence d'un nombre égal des diverses sortes de « facteurs », pour chacune d'elles doit forcément exister un nombre égal de gamètes. L'importance de la ségrégation ressort alors d'une façon complète, puisque ce processus met en évidence les *unités* qui entrent dans la composition des organismes ; il serait un puissant moyen d'analyser leur hétérogénéité complexe.

Quelle que soit, cependant, l'importance accordée à la ségrégation, le phénomène de dominance et de récessivité demande une explication. BATESON en fournit une fort simple. A chaque caractère s'oppose son contraire ; mais tandis que l'un d'eux résulte de la présence d'un ou de plusieurs facteurs, l'autre résulte de l'absence de ces facteurs ; les deux caractères opposés forment un couple *allélomorphe*. La couleur rouge ou la couleur blanche des fleurs de Pois forment, par exemple un pareil couple ; le blanc ne serait que l'absence du rouge. Dès lors, un facteur ne domine que sa propre absence.

Tous les faits, néanmoins, ne se plient pas, dès l'abord, à cette interprétation. Parfois des individus *récessifs* donnent des descendants à caractère *dominant* ; en possédaient-ils donc le facteur ? Or, suivant BATESON, les facteurs seraient des unités indivisibles, dont aucun fragment ne se détache ; par suite, un gamète possède un facteur ou ne le possède pas ; relativement à ce facteur, il est pur de tout mélange. Comment comprendre

alors que des organismes *récessifs* puissent produire des *dominants* ? que des Ruminants sans cornes donnent naissance à des Ruminants encornés, ou des Chiens sans queue à des Chiens avec queue, s'il n'existe dans les gamètes aucune trace des gamètes déterminant les cornes ou la queue ?

Cette difficulté essentielle entraînerait-elle à penser que les facteurs se fragmentent en certaines circonstances exceptionnelles ? Mais ces exceptions placeraient le système entier en face d'un dilemme. Si les « facteurs » se fragmentent, la ségrégation ne se comprend plus, puisqu'elle porte sur des caractères complets reproduisant intégralement ceux des parents ; si les facteurs ne se fragmentent pas, les nombreuses exceptions à la dominance deviennent inexplicables.

Une seule hypothèse permet de lever la difficulté. Elle consiste à imaginer deux facteurs pour le même caractère ; le premier déterminerait le caractère et le second arrêterait l'action du premier. Ainsi, quand un facteur déterminant les cornes agirait seul, le produit d'un Taureau sans corne avec une Vache encornée posséderait des cornes ; s'il n'en possédait pas, cela n'indiquerait pas forcément l'absence du facteur déterminant les cornes, mais traduirait aussi bien l'intervention d'un facteur inhibiteur s'opposant à la croissance des cornes. Ce facteur empêcherait donc le caractère dominant de dominer. S'il exerce régulièrement sa puissance sur tous les individus de plusieurs générations, tous ces individus dépourvus de cornes sembleront être récessifs ; mais comme, en réalité, ils possèdent le facteur dominant les cornes, celles-ci apparaîtront dès que le facteur inhibiteur cessera d'agir et nous aurons l'illusion que des individus récessifs produisent des dominants. L'inhibition, d'ailleurs, ne serait pas toujours complète, de sorte que toutes les possibilités sont susceptibles de réalisation et deviennent fort intelligibles.

Cette difficulté résolue, d'autres surgissent aussitôt. Tout d'abord, on ne saurait considérer un caractère récessif comme toujours dû à l'absence d'un autre. Dire que le blanc résulte de l'absence de toute couleur est un langage morphologique assurément discutable, mais acceptable à un certain point de vue. Par contre, on n'admettra guère que le noir résulte de l'absence du gris. Et pourtant, si l'on croise une Souris grise avec une Souris noire, les produits de première génération sont gris. Au

sens vulgaire du mot, le gris domine le noir. Que se passe-t-il dans ce cas et dans les cas analogues ? BATESON, pour en rendre compte, adopte une distinction due à HURST : quand deux facteurs sont tous deux présents, ils ne forment pas un couple allélomorphe et l'un ne *domine* pas l'autre ; si le caractère correspondant à l'un des facteurs apparaît seul, c'est qu'il *masque* l'autre, il est *épistatique*. Sur le mécanisme de cette *épistase*, BATESON et son école ne s'expliquent point ; il leur suffit d'avoir, par un mot, supprimé tout un monde de difficultés. PLATE, il est vrai, parle d'une action chimique que les « facteurs » exerceraient les uns sur les autres ; mais il ne précise guère. Il se contente, sans s'en apercevoir et sous une étiquette différente, de généraliser l'hypothèse des facteurs épistatiques, en admettant que l'état récessif peut être lié à un substrat matériel qu'il nomme « Grundfactor ». Epistase et dominance se confondent désormais dans un verbalisme inextricable.

De plus, d'autres faits, non moins importants, semblent en désaccord avec la théorie. L'indépendance des « facteurs » n'est pas toujours évidente. Souvent, plusieurs caractères paraissent liés ensemble d'une façon plus ou moins étroite, bien que n'intéressant pas les mêmes parties de l'organisme. Chez *Lathyrus odoratus*, par exemple, la couleur des fleurs et leur forme sont en incontestable relation : les fleurs bleues coexistent constamment avec un étendard enroulé et les fleurs pourpres avec un étendard plan. Par croisement, on obtient bien des fleurs bleues avec étendard plan, mais on ne réussit pas à obtenir des fleurs rouges avec étendard enroulé. Tout se passe comme si la couleur rouge et la forme enroulée étaient allélomorphes ; pourtant elles ne le sont pas, car l'une ne saurait être l'absence de l'autre. BATESON a d'abord pensé que les facteurs du rouge et celui de l'enroulement se repoussaient et n'entraient pas dans les mêmes gamètes. Puis il a conçu, d'une façon plus générale, entre les « unités héréditaires », des relations complexes, grâce auxquelles certaines combinaisons seraient plus fréquentes que d'autres. Le même *Lathyrus*, pour préciser, possède deux sortes de pollen, l'une à forme sphérique, l'autre à forme allongée ; celle-ci coexiste avec les fleurs bleues dans une proportion très considérable. En désignant par

B les fleurs bleues et par **b** les fleurs rouges, par **L** le pollen long et par **l** le pollen sphérique, on a :

$$226 \text{ BL}, \quad 95 \text{ Bl}, \quad 97 \text{ bL}, \quad 1 \text{ bl}.$$

La proportion est donc $2 : 1 : 1$ (**bl** étant tout à fait négligeable), qui diffère essentiellement des proportions habituelles. Dans d'autres cas, les proportions sont $3 : 1 : 1 : 3$ ou $1 : 3 : 3 : 1$; ou encore $7 : 1 : 1 : 7$ ou $1 : 7 : 7 : 1$ pour des croisements entre variétés différant par deux caractères, et même $15 : 1 : 1 : 15$; — $31 : 1 : 1 : 31$; — $63 : 1 : 1 : 63$ au lieu de $9 : 3 : 3 : 1$ donnée par MENDEL et admise comme caractéristique la plus fréquente des dihéterozygotes. Sans doute, on pourrait expliquer ces proportions par une « fertilisation sélective » favorisant ou gênant certaines combinaisons, des gamètes s'attirant ou se repoussant de préférence à d'autres : pareille sélection ne serait que le résultat apparent de la multiplication, ou « reduplication », de certains gamètes au détriment des autres. La proportion relative des premiers sera considérable, celle des seconds infiniment réduite et leur quantité négligeable. En conséquence, les premiers contribueront à former le plus grand nombre des combinaisons, et certaines autres feront complètement défaut. Sur les causes de cette multiplication, BATESON et son collaborateur PUNNETT se tiennent sur la réserve ⁽¹⁾ ; ils émettent simplement l'hypothèse que certaines cellules se divisent plus rapidement que d'autres.

Il convient de remarquer que la fréquence de certaines combinaisons ne doit pas être confondue avec un autre phénomène, tout à fait courant, l'association de plusieurs facteurs pour la détermination d'un seul caractère. Les crêtes de Volailles en fournissent le meilleur exemple. Une Volaille ayant une crête en rose accouplée avec une autre ayant la crête en pois donne une Volaille ayant la crête en châtaigne, forme différant à la fois de celle des deux parents. Inversement, plusieurs « caractères » peuvent dépendre d'un seul facteur.

Tel est l'essentiel de la théorie de BATESON et de son école, actuellement adoptée, à quelques détails près, par la majorité des néo-mendéliens.

⁽¹⁾ W. BATESON and R. C. PUNNETT. Reduplication of terms in series of gametes. IV. *Conférence internationale de Génétique*, 1911 (1913).

La théorie de MORGAN ⁽¹⁾ part d'un point de vue assez différent. Posant en principe que l'hérédité « peut être expliquée par un mécanisme simple » ⁽²⁾, MORGAN emprunte à WEISMANN l'idée que les chromosomes sont le substrat matériel de l'hérédité ; les « facteurs » appartiennent donc, d'une manière ou d'une autre, à ces chromosomes. Comme WEISMANN encore, il voit dans les chromosomes des formations permanentes, conservant leur complète individualité à travers les processus de la division cellulaire. Par suite, il est conduit à admettre que les facteurs forment des groupes distincts, chacun appartenant en propre à un chromosome. Bien plus, les facteurs seraient disposés en file, comme *enchaînés* les uns à la suite des autres le long de leur chromosome respectif. Dans cette file, chaque facteur occuperait une place déterminée, toujours la même, que MORGAN se prétend en mesure d'indiquer avec précision. Enfin, tout caractère, appartenant ou non à un couple allélomorphe, dépendrait d'un facteur et ne résulterait jamais d'une absence. Il n'y a donc plus lieu de distinguer entre dominance et épistasé ; l'allélomorphie, en outre, peut intéresser plus de deux facteurs.

Ces hypothèses et ces conventions, loin de faciliter l'explication des faits expérimentaux, multiplient les difficultés. Sans doute, tant que les accouplements s'effectuent entre organismes semblables ou ne différant que par un caractère, les processus courants de la division nucléaire rendent compte de la dissociation des formes, en admettant que les chromosomes maternels et paternels, réunis au moment de la fécondation, se séparent en bloc lorsque l'individu qui en résulte forme ses gamètes. La disjonction des facteurs d'un couple allélomorphe s'effectuerait nécessairement, en effet, puisque chacun provient de l'un des parents. Il n'en va plus de même lorsque les organismes accouplés diffèrent par plus d'une particularité. Alors se produit, dès la deuxième génération, le chassé-croisé des caractères, qui semble inexplicable si leurs facteurs sont liés à un chromosome et si ce chromosome conserve son individualité.

(1) La théorie de MORGAN est exposée dans deux volumes :

a) T. H. MORGAN, A. H. STURTEVANT, H. J. MULLER, C. B. BRIDGES. *The mechanism of mendelian heredity*. New York, 1915.

b) T. H. MORGAN. *A critique of the theory of evolution*. Princeton 1916.

(²) 1916, p. 41.

MORGAN se trouve donc dans l'obligation d'admettre que cette individualité irréductible n'empêche pas des échanges entre les chromosomes, qui acquièrent ainsi une individualité nouvelle. C'est en cela que consiste la partie à la fois la plus originale et la plus fragile du système. S'appuyant sur certaines interprétations des processus de la division des cellules génitales et adoptant les vues de SUTTON ⁽¹⁾, MORGAN accepte comme un fait que les chromosomes paternels et maternels s'accouplent deux à deux au cours des phases préparatoires de la division, et de telle manière que les chromosomes homologues, portant les fac-

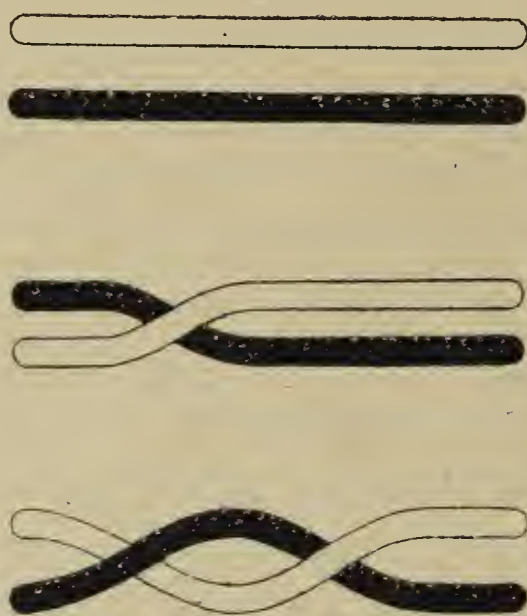


Fig. 4. — Le « Crossing-over ».

De haut en bas : copulation des chromosomes ; enroulement simple ; enroulement double.

teurs allélomorphes, se placent précisément en regard les uns des autres. Parfois, les éléments ainsi conjugués prendraient simplement contact, puis se sépareraient ; mais parfois aussi, ils entreraient en rapports plus étroits, s'enrouleraient réciproquement l'un autour de l'autre (*crossing-over*) et se souderaient aux points de croisement (fig. 4). Au moment de la séparation, les chromosomes ne reprendraient souvent leur indépendance qu'en abandonnant les parties situées au-delà de la soudure et en emportant la partie correspondante du chromosome homologue ; il y aurait échange (fig. 5). Et comme les facteurs allé-

() W. S. SUTTON. The chromosomes in heredity. *Biol. Bull.*, 1903.

lomorphes occuperaient, sur les chromosomes homologues, des situations correspondantes, l'échange effectué porterait nécessairement sur des facteurs allélomorphes. Le nombre des facteurs ainsi « échangés » dépendrait naturellement du point où s'établit la soudure et du nombre de tours que les chromosomes font autour l'un de l'autre.

Du même coup, les données relatives aux proportions aberrantes, les relations observées entre divers caractères, trouvent une explication très simple. Des facteurs auront d'autant plus de chance d'être échangés qu'ils seront plus voisins et que la soudure portera sur une longueur plus grande. Ainsi, en admettant que, chez la Mouche du vinaigre (*Drosophila ampelophila*), le facteur qui détermine la coloration noire du corps



Fig. 5. — Echange de « facteurs », d'après MORGAN.

En haut : échange simple ; en bas : échange double.

occupe, sur le second chromosome, une place à côté de celle du facteur qui détermine les ailes vestigiales, ces deux facteurs auront pour allélomorphes respectifs ceux qui déterminent la coloration grise et les ailes longues. L'échange portera donc souvent sur ces deux couples de facteurs à la fois ; mais souvent aussi il portera séparément sur chacun d'eux. Un nombre quelconque de « facteurs » pourra ainsi se trouver soumis simultanément à l'échange. Il s'ensuit que les combinaisons les plus fréquentes s'effectueront avec les facteurs qui seront les plus voisins ; dès lors, la variation des proportions numériques s'explique très simplement et il serait inutile d'avoir recours à la « reduplication » de BATESON.

Une fois admises ces diverses hypothèses, disposition linéaire des facteurs sur les chromosomes, accouplement des chromo-

somes, leur soudure, leurs échanges, il deviendra possible d'établir mathématiquement la situation relative des facteurs. En effet, les extrémités des chromosomes sont constamment intéressés dans le processus d'échange, de sorte que les facteurs se substitueront d'autant plus souvent l'un à l'autre qu'ils seront plus rapprochés de cette extrémité ; le nombre de facteurs échangés sera d'autant plus petit que la partie intéressée des chromosomes sera plus courte ; la fréquence des coïncidences sera d'autant plus grande que les facteurs seront plus voisins, le facteur le plus rapproché de l'extrémité coïncidera plus souvent avec le pénultième qu'avec l'antépénultième et plus souvent avec celui-ci qu'avec le précédent, etc. En partant d'une extrémité, les échanges simultanés deviendront de plus en plus fréquents à mesure que l'on gagne vers l'autre ; la fréquence des substitutions, la fréquence des associations de caractères indiqueront à la fois le mode d'enchaînement des facteurs et leur situation relative sur le chromosome. MORGAN se croit autorisé à établir la répartition d'un grand nombre de facteurs sur les quatre chromosomes de la Mouche du vinaigre, objet particulier de ses recherches.

Tel est l'axe du système que complètent diverses considérations secondaires. MORGAN insiste beaucoup, en particulier, sur ce qu'un seul « facteur » tiendrait parfois sous sa dépendance plusieurs caractères ; sur ce point, il s'accorde avec l'école de BATESON. Entre autres faits précis, il cite une variété de *Drosophile* chez laquelle ailes courtes, épaisseur et brièveté de la 3^e paire de pattes, difficulté de vivre des larves, quasi stérilité des femelles et d'autres particularités encore se rencontrent constamment ensemble.

Enfin MORGAN accorde au milieu une influence, mais une influence très limitée. Certains « facteurs » détermineraient des aspects un peu différents suivant les conditions. C'est ainsi que *Primula sinensis* donne des fleurs rouges à 20° et blanches à 30° ; ou qu'une variété de *Drosophile* possède des membres surnuméraires en hiver et n'en possède pas en été.

Si j'ajoute que le phénomène de dominance ne fait l'objet d'aucune indication positive, ni davantage la nature des « facteurs », j'aurai donné une idée suffisamment complète du système de MORGAN.

Touchant la nature des facteurs, du reste, aucun mendélien ne fournit d'éclaircissements. Si BATESON leur attribue des propriétés analogues à celles des ferments, il estime toute précision prématurée dans l'état actuel de la chimie et, d'ailleurs, il ne voit aucune nécessité d'admettre qu'il s'agisse de substances physiologiques. PLATE s'exprime de telle sorte que l'on peut se demander si les facteurs ne sont pas des parties surajoutées à l'organisme ; il appelle, héréditaires en effet, les propriétés qui se constituent par l'action des gènes sur le protoplasma ⁽¹⁾.

Mais tous les néo-mendéliens s'accordent à considérer la ségrégation comme le fait essentiel. Tous, sans exception, rejettent donc l'idée qu'un croisement puisse donner des formes intermédiaires stables. Pourtant, quelques-uns de ces croisements sont connus depuis le début de la période mendélienne. Outre les faits publiés par MENDEL lui-même, touchant les *Hieracium*, et sans parler de l'accouplement *Nègre* $\times$ *Blanc* on sait qu'une Luzerne à fruits en faucille fécondée par une Luzerne à fruit en spirale donne une Luzerne à fruit annulaire qui se perpétue. Comment concilier l'existence de ces intermédiaires constants avec une ségrégation rigoureuse ? On pourrait, à la rigueur, admettre une irrégularité de la ségrégation, une sorte de contamination accidentelle, un fractionnement occasionnel des facteurs ; cette hypothèse ne restreindrait peut-être pas d'une manière appréciable la portée générale de la ségrégation.

L'école de MORGAN acceptait, il y a peu de temps, la possibilité de ce fractionnement. Elle la repousse maintenant et admet avec tous les autres mendéliens, que les faits d'intermédiaires stables s'expliquent aussi bien par la théorie des « facteurs multiples ». La croyance aux formes stables résulterait d'après eux d'une erreur d'observation. Si parfois, en effet, les produits F_1 sont assez semblables entre eux et assez exactement intermédiaires, les produits F_2 présentent entre eux des différences plus marquées. La plupart, sans doute, sont légères et oscillent autour de la moyenne ; quelques-unes néanmoins s'en écartent sensiblement et rapprochent l'individu intéressé de l'un ou l'autre de ses ascendants. Il s'agirait donc, en réalité, d'une véritable ségrégation, mais d'une ségrégation complexe,

(1) *Op. cit.*, p. 23.

portant sur un grand nombre de facteurs semblables. C'est l'hypothèse de l'*Homométrie* ou des facteurs multiples.

MENDEL l'a implicitement exprimée en essayant de rendre compte des formes en série continue ; elle a été nettement formulée, à la fois, quoique d'une manière indépendante, par A. LANG et par EAST. Cette hypothèse suppose que certains caractères, étant dus à l'effet cumulatif de plusieurs facteurs semblables, domineront plus ou moins suivant le nombre des facteurs coopérants dans chaque cas particulier ⁽¹⁾. L'exposé de LANG est, à cet égard, tout à fait net. Il a pour point de départ les expériences de CASTLE ⁽²⁾ avec les Lapins à oreilles longues et les Lapins à oreilles courtes. Le croisement de ces deux variétés donne des Lapins à oreilles de longueur intermédiaire, bien que toutes ne soient pas égales entre elles. C'est ainsi qu'en accouplant une femelle dont les oreilles ont 225 millimètres avec un mâle dont les oreilles ont 105 millimètres, CASTLE obtient 8 petits dont les oreilles ont de 138 à 153 millimètres. Les produits F_2 s'écartent également assez peu de la moyenne ; d'un individu à l'autre on constate des différences de même ordre :

$$F_1 — \text{♀ } 184 \times \text{♂ } 177^{\text{mm}} = F_2 \text{ ♂ } 176, 180, 180, 185.$$

ou encore :

$$F_1 — \text{♀ } 130^{\text{mm}} \times \text{♂ } 153^{\text{mm}} = F_2 \text{ } 140, 140, 153, 175.$$

CASTLE concluait, en 1909, avec quelque apparence de raison, à l'existence d'intermédiaires stables. LANG ne partage pas cette opinion ; à son gré, les oreilles des produits F_2 présentent entre elles des différences beaucoup plus marquées que n'en présentent les oreilles des produits F_1 ; cette variabilité plus grande résulterait, croit-il, d'une véritable ségrégation. Certes, il est pratiquement impossible de retrouver une proportion numé-

⁽¹⁾ Arnold LANG. a) Die Erblchkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre*. Bd V, 1910-1911.

b) Fortgesetzte Vererbungstudien. Bd V, 1910-1911.

E. E. EAST. A Mendelian interpretation of variation that is apparently continuous. *The Americ. Natur.*, t. LIV. 1910.

⁽²⁾ W.-C. CASTLE. Studies of inheritance in Rabbits. *Carnegie institution*, 1909.

rique quelconque ; mais cela proviendrait du grand nombre de facteurs qui entrent en jeu. Quels sont ces facteurs ? Chacun d'eux, suivant LANG, représente une partie de la dimension totale. Entre l'extrême longueur et l'extrême brièveté, il y a une différence de 120 millimètres ; cette différence correspondrait à l'ensemble des facteurs « oreille-longue » qui s'ajoutent au facteur déterminant l'oreille. S'il y avait seulement deux de ces facteurs, chacun correspondrait à une longueur de 60 millimètres. En posant alors $L = 60$, les oreilles-courtes n'ayant aucun facteur comparable, l'allélomorphe sera $l = 0$. Les Lapins à oreilles-longues auront donc la formule :

$$\frac{L}{60} + \frac{L}{60}$$

et les Lapins oreilles-courtes :

$$\frac{l}{0} + \frac{l}{0}$$

Leur croisement donnera :

$$\frac{L}{60} + \frac{L}{60} \times \frac{l}{0} + \frac{l}{0} = \frac{L}{60} + \frac{l}{0}$$

c'est-à-dire des individus intermédiaires. Mais comme en F_2 , au lieu de la proportion 1 : 2 : 1 il vient des oreilles de longueurs très diverses, il faudrait admettre que les « oreilles-longues » résultent de plus de deux facteurs. Si nous en imaginons 6, chacun représentera une unité de 20 millimètres et leur association fournira 4.096 combinaisons dont le plus grand nombre oscillera autour de la moyenne, et quelques-unes seulement se rapprocheront des extrêmes. Si nous imaginons 12 unités de 10 millimètres, nous aurons 16.777.216 combinaisons comprenant un nombre infime d'extrêmes, et ce résultat donnera dès lors l'impression d'une longueur d'oreilles sensiblement constante, masquant la ségrégation.

Les cas d'hérédité suivant le mode *Zea* s'expliquent de la même manière, et comme la ségrégation ne fait alors aucun doute, on en tire un argument indirect. Soit, en effet, le croisement de *Mirabilis jalapa* rouge et blanc qui donne des fleurs roses en F_1 . Le facteur du rouge, R , a une valeur quantitative correspondant à un degré d'intensité de la couleur que nous pouvons représenter par 10. Si nous supposons deux facteurs R

pour les *Mirabilis* rouges et deux facteurs *r* pour les *Mirabilis* blancs nous aurons :

$$\frac{\mathbf{R}}{10+10} \times \frac{\mathbf{R}}{0+0} = \frac{\mathbf{R}}{10+0} \frac{\mathbf{r}}{0+0}$$

et en accouplant ces F_1 :

$$\frac{\mathbf{R}}{10+0} \times \frac{\mathbf{r}}{0+0} = \frac{\mathbf{R}}{10+10} + \frac{2\mathbf{Rr}}{10+0} + \frac{\mathbf{r}}{0+0}$$

Transposons le même raisonnement aux accouplements *Nègre* $\times$ *Blanc*, en admettant que les facteurs semblables représentent des intensités de couleur, et nous expliquerions aussitôt les mulâtres, les tiercérons, les quarterons etc., ainsi que les cas exceptionnels où les produits se rapprochent sensiblement du noir et du blanc ; nous expliquerions aussi les variétés de teintes observées dans une même famille de mulâtres.

L'hérédité alternative existerait donc seule, à l'exclusion de toute autre. C'est ce point de vue qui guide, en somme, l'interprétation des recherches contemporaines. Les diverses hypothèses récentes faites pour expliquer les cas particuliers n'ont d'autre but que d'aboutir à une formule qui implique la ségrégation. Il suffit, d'ailleurs, à l'ordinaire, d'imaginer quelque facteur nouveau en lui attribuant un rôle déterminé. Je ne puis, naturellement, entrer dans le détail de ces hypothèses particulières ; elles se relient constamment, du reste, à l'une des deux théories principales que je viens d'exposer. Chemin faisant, j'indiquerai celles qu'il nous sera utile de connaître.

Notons simplement que la variation perd beaucoup de son importance aux yeux des néo-mendéliens. Les « facteurs » étant donnés, ils considèrent évidemment qu'elle ne peut être que discontinue, puisqu'elle résulte de combinaisons variées de facteurs entiers — ou encore, suivant BATESON, de la perte de facteurs.

La théorie de BATESON, comme celle de MORGAN, avec la théorie complémentaire des facteurs multiples, soulèvent de graves objections ; nous ne les examinerons avec fruit qu'après avoir étudié en détail un certain nombre de faits particuliers.

PREMIÈRE PARTIE

EXPOSÉ CRITIQUE DE FAITS

CHAPITRE PREMIER

DONNÉES SUR L'HÉRÉDITÉ CHEZ LES RONGEURS

Avant d'entreprendre l'exposé de mes recherches personnelles, il convient d'indiquer brièvement l'état de la question de l'hérédité dans le cas particulier des Rongeurs et tout spécialement des Souris. Ces animaux ont servi à de nombreux expérimentateurs. Avant 1900, date de la divulgation des recherches de MENDEL, CRAMPE (1885), HAACKE (1897), von GUAITA (1898-1900) et d'autres, les avaient utilisés. Depuis 1900 ils ont été de nouveau étudiés et analysés à diverses reprises. L'analyse de L. CUÉNOT (1902-1911) est, de toutes, la plus minutieuse et la mieux suivie ; toutefois, les études de DARBISHIRE (1902-1905), G.-M. ALLEN (1904), C.-B. DAVENPORT (1904), F.-M. DURHAM (1908-1911), SCHUSTER (1905), T.-H. MORGAN (1908-1911), CASTLE et LITTLE (1910), PLATE (1910) apportent aussi quelques faits nouveaux.

Ces efforts combinés ont abouti à faire connaître une vingtaine de variétés de la Souris commune différant les unes des autres par la teinte du pelage, une variété « valseuse » caractérisée par sa marche tournoyante, des variétés hyperdactyles, une variété à « queue nouée ».

Les variétés de coloration ont surtout attiré l'attention. La Souris sauvage, *Mus musculus* L., en est généralement tenue pour le point de départ commun, grâce à une série de changements (« mutations ») sur l'origine et la nature desquels les auteurs n'ont fait aucune recherche ni émis aucune hypothèse. Toutefois, certaines précisions sont actuellement bien acquises.

Ainsi la teinte « grise » de la Souris sauvage n'est que l'effet d'ensemble dû à la réunion de trois couleurs différentes, noir, jaune et brun. D'après miss DURHAM ⁽¹⁾, chacune correspondrait à un pigment distinct, tandis que, selon L. CUÉNOT ⁽²⁾, il y aurait seulement deux pigments, un brun noirâtre et un jaune. Dans tous les cas, lorsqu'on examine au microscope des poils de Souris grise, on constate que les trois couleurs, loin de se fondre l'une dans l'autre, se disposent suivant trois segments distincts et placés à la file : le noir à la base, le jaune au milieu, le brun à l'extrémité. Les trois segments sont, dans l'ensemble, de longueur équivalente. Il existe, néanmoins, quelques poils dépourvus de jaune et quelques autres où le jaune occupe la plus grande longueur du poil.

La suppression ou la prédominance de l'une de ces couleurs donne trois variétés : noire, brune et jaune ; la disparition simultanée des trois couleurs donne la souris albinos, entièrement blanche avec les yeux rouges. Enfin, l'existence de poils blancs dans le pelage noir, brun, jaune ou gris, donne des séries d'animaux diversement panachés. A côté de ces variétés principales, fondamentales pourrait-on dire, d'autres existent dont quelques-unes sont nettement caractérisées et quelques autres assez mal définies. Les deux plus remarquables sont la *Souris gris-perle* (*lilac, blue-lilac, gelb-silber, pink-eyed blue*) et la *Souris fauve* qui, outre leur teinte spéciale, ont les yeux rouges. Entre le fauve et le gris-perle se place toute une gamme d'intermédiaires. Ce sont, du reste, de simples questions de nuance qui permettent de séparer, morphologiquement, un assez grand nombre de variétés différant des principales par leur coloration plus foncée ou plus claire. Quelques-unes sont constantes et ont reçu des noms spéciaux. L'une des plus curieuse est la *Souris « sable »*, étudiée par miss DURHAM ⁽³⁾ ; c'est une Souris jaune, marquée sur le dos d'une bande noire ou brune de largeur variable et formée de poils qui contien-

⁽¹⁾ W. BATESON. The present State of Knowledge of Colour heredity in Mice and Rats. *Proceedings of the general meetings for scientific business of the Zool. Society of London*, 1913, vol. II.

⁽²⁾ L. CUÉNOT. Hérité de la pigmentation chez les Souris noires. *Arch. Zool. exp. et gén., N. et R.*, 1903.

⁽³⁾ Florence M. DURHAM. Further experiment on the inheritance of coat colour in Mice. *Journal of Genetics*, 1, 1910-1911.

nent les trois pigments normalement disposés. — Les *Souris albinos*, enfin, demandent une mention spéciale. En dépit de leur similitude apparente, elles correspondent à plusieurs constitutions différentes. Le mérite de cette découverte importante revient incontestablement à L. CUÉNOT ⁽¹⁾. Tant qu'elles se reproduisent entre elles, les *Souris albinos* ne donnent que des descendants albinos, et cette constance a longtemps induit en erreur les généticiens. Mais lorsqu'elles s'accouplent avec des *Souris colorées*, les résultats cessent d'être comparables d'une albinos à l'autre. L. CUÉNOT montre que les différences tiennent à l'origine des albinos. Suivant qu'ils proviennent de *Souris noires*, *grises* ou *jaunes*, *uniformes* ou *panachées*, les *Souriceaux* F_2 , issus des croisements avec des *Souris pigmentées*, sont colorés de diverses façons. Le même aspect extérieur (phénotype) masque donc des constitutions héréditaires (génotype) dissemblables.

De ce point de vue et tenant compte de la couleur seule, L. CUÉNOT ⁽²⁾ estime à 192 le nombre de génotypes de *Mus musculus* actuellement connus.

Par des croisements multipliés et en tous sens les généticiens ont cherché à découvrir la constitution « génotypique » de ces variétés diverses. Ils sont parvenus à établir ce que L. CUÉNOT appelle, d'une manière très expressive, des *formules héréditaires* ⁽³⁾. Ces formules reposent, naturellement, sur l'examen morphologique des animaux. Bien que les présentant avec une certaine réserve et ne leur accordant, en principe, qu'une valeur symbolique, L. CUÉNOT paraît cependant tenté d'admettre qu'elles « sont une représentation suffisamment exacte du plasma germinatif ». Nous examinerons ultérieurement cette question avec soin. Contentons-nous, pour le moment, de voir comment les divers auteurs arrivent à constituer ces formules. Le cas particulier des *Souris* correspond, du reste, au cas général.

L. CUÉNOT distingue trois colorations principales, gris, noir, jaune et les désigne par G, N, J ; outre la coloration il con-

⁽¹⁾ *Op. cit.*

⁽²⁾ L. CUÉNOT. Détermination de la couleur chez les *Souris*. Etude comparative. *Arch. Zool. exp. et gén., N. et R.*, 1911.

⁽³⁾ L. CUÉNOT. L'hérédité de la pigmentation chez les *Souris*. Les formules héréditaires. *Arch. Zool. exp. et gén. N. et R.*, 1904.

sidère aussi la faculté de la produire. Les Souris albinos ne possèdent pas cette faculté ; mais elles possèdent néanmoins en puissance les diverses pigmentations et le manifestent dans certains croisements. La production de la couleur résulterait donc de l'action de deux facteurs dont l'un détermine cette couleur précise **G**, **N**. ou **J**. et l'autre lui permet de se manifester, c'est le chromogène **C**. La Souris noire aura donc pour formule **CN**, la Souris grise **CG** et la Souris jaune **CJ**. Quant aux albinos, qui ne possèdent pas **C**, mais peuvent posséder **G**, **N**, ou **J**, leurs formules seront **AG**, **AN**, **AJ**, formules qui se combinent d'ailleurs de diverses manières. Dans les croisements, **J** domine **G** et **N**, **C** domine **A**. Il faut encore distinguer, parmi les Souris, celles qui ont une robe uniforme **U** et celles qui ont une robe panachée **P** ; **U** domine **P** ; des diverses panachures, les moins étendues dominant constamment les plus étendues.

Ces notations ne suffisent pourtant pas pour exprimer toutes les teintes observées. Certaines d'entre elles coïncident avec une dépigmentation des yeux, qui sont rouges comme chez les albinos ; toutefois, si l'on accouple des Souris fauves à yeux rouges avec un albinos on obtient des Souris *grisées* à yeux noirs. Ce résultat paradoxal, obtenu par DARBISHIRE ⁽¹⁾, conduit CUÉNOT ⁽²⁾ à imaginer un déterminant spécial **M** pour la pigmentation des yeux avec son antagoniste **E**, et un déterminant **G'** pour la coloration fauve du pelage.

Un autre effet inattendu des croisements est l'apparition de Souris noires dans la descendance des accouplements *Brun* $\times$ *Gris*. Les hybrides F_1 devraient donner en F_2 3 gris et 1 brun ; ils donnent, en réalité, outre les gris et bruns, des noirs typiques et des individus de teinte « mixte » entre le gris et le brun. Comme il n'existe aucune Souris noire dans l'ascendance du couple initial, il faut admettre, de toute nécessité, que l'un des deux parents possédait un facteur spécial capable de donner du noir. C'est un facteur **F**, déterminant une teinte foncée ; il a pour antagoniste **D**, qui produit une teinte claire ; **F** domine **D**. La Souris grise renferme **F** (**CGF**) et la teinte de la Souris

⁽¹⁾ DARBISHIRE. On the result of crossing Japanese waltzing with albino mice. *Biometrika*, III, 1905.

⁽²⁾ L. CUÉNOT. L'hérédité de la pigmentation chez les Souris (5e note) *Arch. de Zool. Exp. et Gén. N. et R.*, 1907.

brune n'est que du noir moins foncé, **CND**. De plus, existent encore un facteur **I** et son antagoniste **L** réglant l'intensité de la couleur. Enfin, miss DURHAM ⁽¹⁾ a découvert une panachure qui domine l'uniforme au lieu d'être dominée par elle ; cette panachure mérite un symbole spécial.

Ce système n'a pas été accepté intégralement par tous les auteurs. Outre quelques changements de lettres tels que **J** (jaune) remplacé par **Y** (yellow), il y a des modifications de principe. Tandis que CUÉNOT considère le noir et le brun comme n'étant qu'un seul et même pigment, CASTLE et LITTLE admettent le brun comme couleur distincte et désignent par **Br** le facteur correspondant. Par contre, ils suppriment le facteur **G**, qui serait composite, et le remplacent par un facteur de distribution (*ticking factor, barring factor*), sous l'influence duquel les 3 pigments se répartiraient en 3 segments le long du poil ; ils le nomment **A** (*agouti-factor*).

L'école de BATESON, admettant que l'allélomorphe d'un caractère est son absence, ajoute à tous ces facteurs un facteur qui marque l'absence, si l'on peut dire. Le caractère dominant est alors représenté par une majuscule et le dominé par une minuscule. Dans ces conditions, **J** domine **j** et masque **G**, **N** et **Br** qui, à leur tour, dominent respectivement **g**, **n** et **br**.

De son côté, MORGAN ⁽²⁾ discute sur la valeur de la panachure. Les éléments sexuels des hybrides ne renfermeraient pas de facteur « panachure », mais ils posséderaient une tendance héréditaire à la séparation de zones pigmentées et de zones non pigmentées. MORGAN ne s'oppose pas, d'ailleurs, à ce que cette tendance s'appelle « facteur panachure ». C'est encore là une de ces discussions verbales dont MORGAN a le secret. Alors qu'on ignore tout de ce que recouvrent les symboles, il semble assez oiseux de chercher à différencier un « facteur » d'une « tendance ».

Le même auteur, en outre, considère le brun et le noir comme deux étapes d'un même processus ; mais il représente chaque étape par une lettre. Enfin, il établit une distinction entre le *ticking-factor* **A** de CASTLE et le facteur **G** de CUÉNOT.

⁽¹⁾ Florence M. DURHAM. A preliminary account of the inheritance of coat colour in Mice. *Reports to the evolution Committee of the royal Society. Report IV*, 1908.

⁽²⁾ T.-H. MORGAN, *op. cit.*, 1911.

G représenterait, à la fois, les trois pigments et les conditions de leur stratification, tandis que **A** représenterait seulement les conditions de la stratification.

Ces divers facteurs se rencontrent chez les Rats, les Cobayes et les Lapins. CASTLE les attribue au Lapin, en y ajoutant le facteur **R**, qui réduit l'extension de la couleur et le facteur **E**, qui l'augmente. La réduction du noir ou du brun donne du jaune. Néanmoins, les apparences comparables ne correspondent pas toujours aux mêmes faits chez tous les Rongeurs. Ainsi, le jaune de la Souris domine (ou masque) toutes les autres colorations, tandis que le noir domine le jaune chez le Lapin et le Cobaye ; chez ce dernier, en outre, le jaune domine le brun, couleur inconnue chez le Lapin.

Tous les croisements effectués entre les diverses variétés de Souris suivraient très exactement les règles mendéliennes de dominance, et surtout de ségrégation. Quelques faits, toutefois, demeurent difficilement explicables. Les Souris jaunes en particulier, sont toujours instables, bien que dominantes ; diverses hypothèses, que nous examinerons plus loin, ont été proposées pour expliquer cette absence d'individus de race pure.

En tous cas, aucune des teintes étudiées n'est considérée comme réalisant un intermédiaire entre deux autres ; elles seraient toujours le résultat de l'une ou l'autre des combinaisons possibles entre les facteurs supposés. A vrai dire, la recherche des formules paraît avoir retenu l'attention des généticiens beaucoup plus que l'étude du déterminisme lui-même. Pour ma part, au contraire, j'ai moins cherché à établir des formules nouvelles qu'à pénétrer la genèse des résultats obtenus. D'une façon très générale, j'ai retrouvé la plupart des faits découverts avant moi par les différents auteurs et je ne crois pas utile d'y insister plus longuement. Je me contenterai de signaler que les proportions diverses, établies sur les Souris aussi bien que sur un très grand nombre d'autres organismes, ont également reparu dans mes élevages. Je les ai soigneusement relevées sur mes fiches d'expérience ; les donner en détail serait me livrer à des redites fort inutiles. Je n'en ferai état que dans les cas spéciaux où elles ont une utilité immédiate pour l'interprétation des résultats acquis.

CHAPITRE II

LA PANACHURE ET LES INTERMÉDIAIRES

Tandis que MENDEL, dans son mémoire sur les *Hieracium*, admettait sans discussion la production des formes intermédiaires stables, tous les généticiens actuels nient catégoriquement l'existence de ces formes et j'ai indiqué comment ils essayent de les ramener à la ségrégation. Ils ne démontrent pas, ils ne prouvent pas, ils affirment seulement. A vrai dire, des affirmations, si catégoriques soient-elles, sont de pauvres arguments, tout à fait insuffisants pour quiconque examine la question sans parti pris. On se demande en quoi la ségrégation contredit la fusion et au nom de quel principe celle-ci doit s'effacer devant celle-là. Quelle que soit l'hypothèse adoptée sur la structure de la substance vivante, les deux processus semblent parfaitement compatibles ; bien mieux, toute une série de modalités transitionnelles sont parfaitement concevables. Mais, à coup sûr, l'existence de formes intermédiaires soulève des questions de mécanisme qui cadrent peut-être mal avec les théories en cours ; là réside sans doute la raison des dénégations si catégoriques.

De toute évidence, il ne suffit pas d'imaginer des « facteurs » ; il faut étudier les faits sans arrière-pensée, s'efforcer de les comparer entre eux aussi complètement que possible, avant d'établir des cloisons étanches, toujours nuisibles à la recherche et à l'interprétation. C'est à ce point de vue que je me suis placé, tâchant de comprendre pourquoi l'existence d'intermédiaires était acceptée dans certains cas et repoussée dans certains autres. Constamment, par exemple, la panachure du pelage est mise en dehors des formes intermédiaires, alors que son aspect même impose l'assimilation. Seulement, la panachure est une forme stable, elle persiste dans la suite des générations et par là

se soustrait aux théories qui tentent de tout ramener à la ségrégation. Dès lors, il est nécessaire de reprendre la question.

1. Les Souris jaune-gris

Son étude comporte deux parties distinctes, mais étroitement liées : la constatation expérimentale d'une stabilité durable et celle des circonstances dans lesquelles se produisent les intermédiaires stables.

Les résultats des croisements des Souris sauvages de lignée C, capturée à la Commanderie, m'ont tout d'abord permis de faire la première constatation. Ces Souris se comportent d'une manière tout à fait anormale, sur laquelle je reviendrai à propos de la dominance; je n'en retiens ici que les données relatives aux intermédiaires stables. Accouplées avec des albinos issues de noires ou avec des grises sauvages de la lignée M, ces Souris donnent des descendants gris uniformes et tous semblables entre eux. La ségrégation des hybrides nés des couples *gris* $\times$ *albinos* ne montre rien de particulier. Par contre, accouplées avec des Souris fauves, grises ou albinos issues de fauves, ces souris C donnent, dès la première génération, deux catégories de jeunes, les uns gris, les autres jaune foncé avec les yeux noirs.

Ces jaunes constituent déjà un intermédiaire. Leurs poils, en effet, sont de trois sortes : les plus nombreux, les deux tiers environ, sont mi-partie noirs et jaunes, le segment noir formant la base; quelques-uns sont entièrement noirs ou noirs brun; tous les autres possèdent les trois pigments, normalement disposés. Les Souris sauvages possèdent bien ces trois sortes de poils, mais les poils noir jaune constituent l'exception. Quant aux Souris fauves, presque tous leurs poils sont jaunes sur la plus grande partie de leur longueur avec un court segment noir à la base. Les poils des Souris intermédiaires procèdent donc des deux : augmentation du nombre des poils noir jaune par rapport à la Souris grise, diminution de la longueur du segment jaune par rapport à la Souris fauve.

Ces jaunes intermédiaires ne sont pas stables; elles sont nettement hybrides. Néanmoins, accouplées entre elles, elles ne donnent pas une ségrégation rigoureuse, leur descendance com-

prend des fauves et des jaunes et, en outre, au lieu de gris, un petit nombre d'individus d'une teinte plus foncée que celle des parents jaunes, mais plus claire que celle des Souris sauvages originelles. De deux couples, par exemple, l'un a fourni 19 jaunes, 8 fauves et 5 *jaune gris* en 7 portées, l'autre 13 jaunes, 3 fauves et 3 *jaune gris* en 5 portées, les seules qui aient pu être identifiées.

Tout l'intérêt se concentre donc sur ces jaunes gris. Non seulement, en effet, eux aussi constituent un intermédiaire — et cette fois entre le jaune et le gris — mais un intermédiaire stable, que j'ai pu conserver pendant plus de deux ans ⁽¹⁾ sans aucun effort de sélection.

L'étude des poils montre les rapports exacts qui relient la teinte de ces Souris à celle de leurs progéniteurs. Comme les jaunes dont elles dérivent, ces Souris ont une majorité de poils noirs et jaunes ; seulement le jaune est moins étendu et n'occupe guère qu'un tiers de la longueur du poil au lieu de la moitié. Un certain nombre d'entre eux, en outre, sont bruns à l'extrême pointe, sur une étendue variable. Mais il existe aussi des poils tricolores normaux, comme chez les Souris grises sauvages, et quelques poils noir brun. L'ensemble constitue un système de coloration nettement intermédiaire entre deux autres, avec cette particularité que cet intermédiaire stable ne provient pas directement du croisement d'individus différents, mais d'hybrides instables. Je m'abstiens de discuter, comme sans intérêt, le point de savoir si ce système de coloration résulte de la perte du brun ou de la diminution du jaune.

L'intérêt réside bien plutôt dans la genèse de cette coloration intermédiaire. L'apparition de jaunes en F_1 , dans des croisements exactement définis, conduit à envisager la nature des gamètes formés par les Souris sauvages de la lignée C. On pourrait penser que ces Souris produisent deux sortes de gamètes, les uns correspondant aux individus gris et les autres aux individus jaunes. En prenant les formules admises, ces deux sortes de gamètes seraient **CGM** pour l'un, **CG'M** pour l'autre ⁽²⁾, les

⁽¹⁾ Jusqu'au moment où les difficultés de l'alimentation m'ont contraint à réduire considérablement les élevages.

⁽²⁾ En prenant **CJM**, formule attribuée aux Souris jaunes, on complique la question sans aucun avantage.

Souris fauves ne donneraient, par contre, qu'une seule sorte de gamètes **CG'E**. On aurait alors les deux combinaisons suivantes :

$$\begin{aligned}\text{CGMCG'E} &= \text{gris,} \\ \text{CG'MCG'E} &= \text{jaune.}\end{aligned}$$

Ces formules cadrent évidemment avec les résultats de la première génération, en admettant que **G** domine **G'** et que **M** domine **E**. Elles correspondent aussi, en partie, aux résultats de la deuxième génération : les couples *gris* $\times$ *jaune* F_1 donnent soit des gris et des jaunes, soit des gris, des jaunes et des fauves et, quoique les produits aient été en quantité relativement faible, les proportions s'accordent avec le calcul : les gris sont les plus nombreux, les jaunes viennent ensuite et les fauves en dernier lieu. Par contre, si l'on considère les accouplements *jaune* $\times$ *jaune* F_1 , la concordance ne persiste pas. Au gré des formules, nous aurions des jaunes **CG'MCG'E** et **CG'MCG'M**, c'est-à-dire des hybrides se disjoignant en jaunes purs et fauves et des jaunes purs. Or, les divers couples *jaune* $\times$ *jaune* ont constamment fourni jaune et fauve dans la proportion de trois jaunes pour un fauve. De plus, la Souris sauvage de la lignée C elle-même devrait fournir, par accouplement *inter se*, des individus **CGMCGM**, d'autres **CGMCG'E** et d'autres **CG'MCG'M**. Or, tout se passe comme si les seconds seuls existaient. Mes divers essais, en effet, ont constamment donné les mêmes résultats, et il serait vraiment extraordinaire que quinze ou seize fois de suite j'aie précisément prélevé, dans les portées, des individus de « formule » identique. En fait, nous nous trouvons en face de ce paradoxe que des Souris produisant des gamètes **CGM** et **CG'M** donnent uniquement les hétérozygotes **CGMCG'M** à l'exclusion des homozygotes **CGMCGM** et **CG'MCG'M**. L'hypothèse de la fertilisation sélective, proposée par L. CUÉNOT pour d'autres Souris jaunes ⁽¹⁾, rendrait évidemment compte de ce phénomène. Toutefois, il faut remarquer que l'hypothèse devient singulièrement risquée pour les Souris de la formule **CGMCGM**. S'il est vrai que, dans le cas de la race Commanderie, aucun individu ne semble correspondre à cette formule, l'immense majorité des Souris sauvages y corres-

⁽¹⁾ Voir page 118.

pond, et à lui seul ce fait positif, ruine l'hypothèse en ce qui concerne les individus gris pur. Il convient donc de trouver une explication nouvelle pour rendre compte de l'absence de ces homozygotes, et il y a, logiquement, de fortes chances pour que la cause de l'absence des uns soit également la cause de l'absence des autres. La fertilisation partielle, ne donnant de solution que pour un seul de deux cas analogues, devient par là-même inutile.

Elle n'expliquerait d'ailleurs pas davantage la suite des événements, c'est-à-dire la venue en F_2 , de Souris jaune-gris. En effet, les hybrides $CG'MCG'E$ ne devraient donner que des fauves et des jaunes. Rien, dans ces formules, ne conduit à supposer l'existence d'individus d'une autre teinte. Bien mieux, les jaune gris ne sont pas intermédiaires entre $CG'M$ et $CG'E$, mais entre CGM et $CG'M$. G n'est pas contenu dans G' et pourtant, du point de vue morphologique, la teinte jaune-gris est un incontestable intermédiaire entre G et G' . Nous avons toujours l'expédient d'ajouter quelque « facteur » à nos formules, invoquer la réduction (R), l'extension (E) ou l'intensité (I) de divers pigments, nous n'aboutirons qu'à compliquer la représentation symbolique, sans rendre compte de la production d'une teinte *stable* jaune gris en accouplant entre eux des jaunes foncé. Les formules, en effet, représentent ce qui persiste et non pas ce qui change; leur utilité se montre dans la fixité, et l'on a pu croire qu'elles *démontraient* cette fixité. Leur impuissance éclate dès que la similitude ne va plus de pair avec la continuité.

Une remarque s'impose alors. Admettre l'existence de deux sortes de gamètes G et G' chez les Souris Commanderie ne fournit pas l'explication de la teinte jaune gris intermédiaire entre G et G' . Cette teinte n'apparaît jamais, tant que les Souris Commanderie se reproduisent entre elles; elle n'apparaît qu'après accouplement avec une Souris fauve ou descendant de fauve et la naissance préalable d'individus jaunes: l'introduction des gamètes de la Souris fauve apporte donc un élément qui n'est pas simplement un « facteur » E relatif à la dépigmentation des yeux. Cet élément introduit serait-il un « facteur » *complémentaire* ou *conditionnel* quelconque qui trouverait un partenaire dans les gamètes des Souris Commanderie? Outre que l'invention de ce « facteur » n'expliquerait nullement l'apparition

de produits *stables* jaune gris, elle ne changerait rien aux termes de la discussion précédente, qui a pour pivot l'existence, en F_1 , d'individus de deux sortes, gris et jaunes. Ne faudra-t-il pas toujours imaginer ou que les albinos ont des gamètes renfermant le facteur complémentaire et d'autres ne le renfermant pas, ou que les Souris grises ont deux espèces de gamètes ? Opérant alors sur ces nouvelles formules comme sur les précédentes, nous retombons sur des difficultés comparables, sinon même plus grandes. Sans insister, je dirai que ces nouvelles formules impliqueraient en F_2 des individus gris qui ne se produisent pas, une proportion de jaunes et de fauves qui serait au moins l'inverse de ce qu'elle est réellement.

Nous voici donc conduits, par éliminations successives, à admettre que l'introduction de Souris fauves dans la lignée C entraîne un changement d'un autre ordre, que nous ne savons pas apprécier. Nous essayerons plus loin d'en pénétrer la nature ; retenons ici qu'il détermine, par un moyen ou un autre, la fusion des sarcodes et l'apparition d'un intermédiaire morphologique stable. Il n'est pas nécessaire de faire intervenir l'action directe d'une influence étrangère aux organismes en présence ; la différence physico-chimique qui sépare ces organismes suffit, pour le moment, à satisfaire notre curiosité.

Au surplus, il convient de noter que les Souris jaune gris stables se comportent dans les croisements d'une manière analogue à celle de leurs parents gris. Accouplées avec des albinos sans ascendance noire, ces Souris donnent des petits gris normal et d'autres jaune gris en quantité sensiblement égale. Ce résultat montre la stabilité de ces intermédiaires jaune gris, car l'absence d'uniformité en F_1 ne diffère pas de celle que nous avons constatée dans les accouplements *gris sauvage* $\times$ *albinos* ou *fauve*. Tout se passe donc comme si le nouveau type morphologique renfermait à la fois le facteur G de la Souris sauvage et un nouveau facteur, G'' par exemple, se substituant au facteur G' , définitivement éliminé. D'ailleurs, dans les croisements *jaune-gris* $\times$ *fauve*, tous les produits F_1 sont jaune gris, ce qui concourt à montrer la stabilité de cette forme intermédiaire.

Je ne m'arrête pas, pour le moment, sur le mécanisme de sa

formation ; l'examen d'ensemble sera plus utilement fait lorsque nous aurons recueilli tous les faits susceptibles de nous éclairer.

2. Les Souris gris foncé

La production de formes intermédiaires stables n'est pas, en effet, un processus isolé et parfois nous pouvons saisir, tout au moins soupçonner, les circonstances de son apparition.

Les Souris de ma lignée 4, nées de l'accouplement d'une Souris grise sauvage et d'une Souris albinos issue de noire, m'en ont fourni l'occasion. La descendance de cet accouplement, comprenant environ 75 couples, renferme exclusivement, en F_1 , des Souris grises hybrides, de coloration semblable à celle du parent sauvage. La dominance est incontestable ; rien ne laisse extérieurement soupçonner l'influence du parent blanc. Accouplées entre elles, ces Souris F_1 constituent 11 couples dont les produits se répartissent suivant les règles de la ségrégation la plus stricte. Ce sont des individus diversement colorés, gris, noirs, blancs, panachés gris, panachés noirs. L'apparition d'individus à pelage noir uniforme mérite une mention spéciale. Incontestablement due à l'influence du parent albinos, l'apparition de ces individus prouve que les hybrides de la première génération et des suivantes produisent des gamètes donnant un pelage noir ; mais ils produisent aussi, sous l'influence du parent gris, des gamètes qui donnent un pelage gris. Par suite, en accouplant ensemble ces hybrides, et suivant les chances de rencontre, ces gamètes différents s'unissent entre eux. Quel sera le résultat de leur union ?

Suivant la conception actuellement admise, le gris dominant — ou masquant — le noir, il devrait en résulter constamment des *hybrides* à pelage gris semblable au pelage du parent gris originel ; ces hybrides devraient constamment donner des descendants gris, les uns purs, les autres hybrides, et des descendants noirs. Des hybrides gris apparaissent effectivement parmi les jeunes de la deuxième génération, à côté d'individus à pelage noir. Mais, en outre, cette génération et les suivantes renferment des Souriceaux caractérisés par une teinte intermédiaire entre le gris et le noir. L'ensemble de leur robe est nota-

blement plus sombre que celui des Souris grises, avec accentuation marquée suivant une bande dorsale assez large. Tous les individus, d'ailleurs, n'ont pas absolument la même nuance. Parfois, les jeunes d'une portée diffèrent les uns des autres et constituent une série passant graduellement du gris au noir. En les rangeant côte à côte, du gris normal vers le noir franc, il est assez difficile de dire où commence le noir et où finit le gris. Parfois, au contraire, les Souriceaux gris foncé ont tous la même teinte, qui se place assez exactement à égale distance du gris et du noir : ce sont les plus nombreux.

Quels qu'ils soient, ces individus à types transitionnels ne proviennent pas indistinctement de tous les couples d'hybrides F_1 , mais de trois d'entre eux seulement. Ils sont surtout nombreux dans la descendance de l'un des couples (couple XXII). Ce couple lui-même a fourni 3 gris foncé sur 84 jeunes répartis en 15 portées. Un couple gris normal, issu de XXII (couple CXCII), en a donné 5 en une seule portée de 6, sur un ensemble de 11 portées comprenant 71 jeunes. Ces individus gris foncé n'apparaissent donc pas avec une fréquence extrême ; leur apparition, toutefois, n'est pas exceptionnelle, il s'en faut. Elle est seulement fort irrégulière, et ce point doit être retenu ; le même couple n'en produit pas à chaque portée, mais il en produit plusieurs à la fois.

Quelle est alors, au point de vue héréditaire, la signification de ces formes intermédiaires ? Sont-ce des hybrides ou des formes stables ? La production d'hybrides intermédiaires dans une lignée où elle n'a pas lieu d'habitude aurait déjà un grand intérêt ; plus grand encore serait-il si ces intermédiaires persistaient dans la suite des générations.

A cet égard, les gris foncé F_2 ne se comportent pas tous de la même manière, en dépit de la similitude de leur coloration. Ainsi le couple CCXLV, formé avec deux descendants gris foncé du couple XXII, donne, outre 16 morts dont la couleur n'a pu être notée, 10 gris-foncé et 37 gris ou noirs, ce qui rappelle le mode *Zea*. Deux couples gris foncé (CCLXXIX et CCLXXIX *bis*) issus du précédent donnent respectivement 9 gris-foncé sur 34 et 8 sur 45. D'autres accouplements d'individus gris foncé donnent simplement des gris et des noirs suivant le mode *Pisum*. Par contre, deux couples F_4 , descendant du cou-

ple CCLXXIX, donnent une série de portées renfermant *exclusivement* des produits gris foncé. *La descendance de ces deux couples a conservé, depuis, la même coloration, sans variations appréciables.*

Ces Souris intermédiaires appartiennent donc à trois catégories : deux sont des hybrides répondant, l'une au mode *Pisum*, l'autre au mode *Zea*, la troisième est une forme constante. Ce résultat est en tous points remarquable ; il l'est d'autant plus que les hybrides gris foncé de première génération font, eux aussi, songer au mode *Zea*, voire au mode en *Série-continue*. Les proportions ne sont assurément pas les proportions habituelles, en ce qui concerne le mode *Zea*, puisque les gris foncé sont en nombre restreint et que tous les hybrides F_1 ne sont pas gris foncé ; nous n'en avons pas moins, *dans la descendance d'un même couple* qui, d'ordinaire, se comporte suivant le mode *Pisum*, la juxtaposition d'un autre, voire de deux autres modes. La dominance du gris sur le noir est extrêmement modifiée.

Des faits analogues se produisent certainement dans la nature. LAPICQUE et LEGENDRE ⁽¹⁾, en effet, examinant les Rats capturés au Muséum de Paris, constatent l'existence de Rats gris et de Rats noirs dans les mêmes nichées, et observent des nuances diverses parmi les gris « plus ou moins fauves ou plus ou moins brun noirâtre ». Le noir, il est vrai, reste nettement distinct, et les Rats, à ce point de vue, diffèrent des Souris ; mais cette différence n'enlève rien de sa valeur au fait essentiel de teintes allant du clair au foncé.

Essayerons-nous maintenant d'interpréter ces données à l'aide des renseignements fournis par les généticiens ? Nous ne trouverons aucun explication, sinon que le gris a cessé de dominer complètement le noir. Nous pourrions chercher dans l'arsenal des facteurs celui qui conviendrait le mieux pour rendre compte de ce changement de dominance ; nous n'aurions pas grand choix, et force serait de nous rabattre sur l'hypothèse des « doses multiples », cas particulier des facteurs multiples de LANG et EAST. Suivant cette hypothèse, l'action du facteur récessif (ou hypostatique) diminuerait l'action du facteur dominant (ou épistatique) ; il la diminuerait d'autant plus que

(1) LAPICQUE et LEGENDRE. Sur les Rats noirs du Jardin des plantes. *Bulletin du Muséum d'hist. nat.*, 1901, n° 6.

lui-même renfermerait plusieurs « doses » ; il changerait de « potentialité » à mesure que ses « doses » augmenteraient ⁽¹⁾. Ici, le noir devient en quelque mesure dominant sur le gris, contrairement à la normale ; il faudrait donc supposer ou que le gris domine quand il est représenté plusieurs fois dans le zygote, ou que le noir l'emporte quand sa « dose » augmente. Pour ce qui est des cas en série continue, il suffit de supposer des mélanges de doses des différents facteurs dans des proportions variables.

Bien des objections de principe empêchent d'adopter cette interprétation, et nous les examinerons ultérieurement. Nous trouvant ici en présence d'un cas très précis, nous pouvons, d'une façon plus directe, mesurer la valeur de l'hypothèse. Il ne faut pas oublier que, d'une façon très générale, les accouplements de Souris noires et grises, dans mes élevages comme dans ceux des autres expérimentateurs, suivent franchement le mode *Pisum* : le gris domine — ou masque — le noir en F_1 et, dès F_2 , s'opère une ségrégation entre les deux couleurs, suivant les proportions habituelles. Par suite, en nous plaçant dans l'hypothèse des « facteurs », tout se passe, dans l'immense majorité des cas, comme si le gris et le noir étaient représentés chacun par un seul facteur. Bien mieux, la plupart des portées des couples qui donnent des formes intermédiaires se comportent comme si le gris et le noir dépendaient de facteurs simples ; mais quelques portées se comportent d'une manière différente.

Qu'est-ce à dire ?

Admettons-nous que, d'une façon générale, le gris et le noir, ou seulement l'un des deux, dépendent de plusieurs « facteurs » ? Si c'est le gris, on conçoit fort bien qu'il domine d'une manière constante ; mais alors comment comprendre qu'il ne domine plus chez certains individus, tandis qu'il ne cesse pas de dominer chez certains autres de la même portée ou de la même famille ? Si ce sont à la fois le gris et le noir, on ne s'explique pas la dominance constante du gris ; et si c'est le noir seul, on se l'explique encore moins. Dans ces diverses éventualités, d'ailleurs, un fait s'impose : la dominance cesse à

(1) WILLIAM E. CASTLE. *Heredity in relation to evolution and animal breeding*. New York, 1913.

un moment donné et la cessation ne correspond nullement à une question de « race », de constitution héréditaire quelconque, puisque c'est dans la descendance des mêmes couples que se manifeste cette variation de la dominance. Suivant toute nécessité, nous sommes contraints de faire appel à une influence nouvelle qui modifie les « facteurs », soit qu'elle réduise à l'état latent quelques-uns de ceux qui font le gris, soit qu'elle renforce ou multiplie soudain quelques-uns de ceux qui font le noir. Cette influence sera-t-elle encore un « facteur » comparable aux précédents ? Sera-ce le facteur **I** réglant l'intensité des teintes, ou le facteur **R** et son antagoniste **E** influant sur l'extension des divers pigments ? Mais aucun d'eux ne résoudra la question ; l'action de ces facteurs **I**, **R** ou **E** serait étonnamment fantaisiste et nous devrions rechercher le déterminisme de cette fantaisie.

C'est donc en dehors de l'organisme que nous sommes logiquement conduits ; c'est à une influence extérieure que nous devons nécessairement attribuer les variations qui nous occupent. Les conditions dans lesquelles vivent les Souris changent, naturellement, d'un moment à l'autre, quelles que soient, d'ailleurs, les précautions prises pour les maintenir comparables à elles-mêmes. Bien des variables échappent à la direction de l'expérimentateur, les variables saisonnières en particulier. Nous savons, par exemple, que les saisons entraînent dans le métabolisme des modifications appréciables. MAIGNON n'a-t-il pas montré que, suivant la saison, les Rats résistent plus ou moins à l'action toxique de l'albumine ? ⁽¹⁾ Assurément tous les changements du milieu ne se traduisent pas nécessairement par des changements morphologiques des organismes qui les subissent ; nous sommes cependant certains que des changements de cet ordre ont lieu. Les expériences de TOWER nous en fournissent une preuve péremptoire ⁽²⁾. Suivant les conditions de température et d'humidité, des croisements de *Leptinotarsa signaticollis* avec *L. diversa* ou *umdecimlineata* donnent des résultats entièrement différents : un couple

(1) F. MAIGNON. Influence des saisons sur la toxicité de l'albumine de l'œuf chez le Rat blanc. *C. R. du Congrès de l'A. F. A. S.* 1914 p. 553.

(2) William Lawrence TOWER. The determination of dominance and the modification of behavior in alternative (mendelian) inheritance by conditions surrounding or incident upon the germ cells at fertilization. *Biological Bulletin*, 1910.

L. signaticollis ♀ $\times$ *L. diversa* ♂ fournit, dans certaines conditions, 49 individus de la forme *signaticollis* et 53 intermédiaires qui subissent une ségrégation normale en F_2 . Dans d'autres conditions, le même couple donne en F_1 des produits uniformes du type *signaticollis*, qui ne subissent aucune ségrégation en F_2 . Un couple *L. umdecimlineata* ♀ $\times$ *L. signaticollis* ♂ donne en F_1 des adultes du type *umdecimlineata*, qui ne subissent aucune ségrégation dans les six générations suivantes ; inversement, un couple de même origine, dans des conditions différentes d'humidité et de température, se comporte suivant le mode *Zea*.

Ces résultats lèveraient tous les doutes qui pourraient subsister : les variations de la dominance, la ségrégation dépendent des influences externes. La logique imposait du reste cette conclusion pour les accouplements de Souris grises et noires. Il est donc superflu de recourir à l'hypothèse des « facteurs » ou des « doses » multiples, puisqu'elle n'explique rien par elle-même et n'exclut pas la nécessité d'une intervention du milieu. Quel que soit le substrat matériel qui corresponde aux apparences morphologiques, la stricte interprétation des faits d'observation ou d'expérience amène à dire que ce substrat varie en fonction des conditions physiques et que de ces variations résulte un changement des apparences.

Les généticiens, au surplus, ne repoussent pas systématiquement l'action du milieu ; ils l'invoquent même, le cas échéant, lorsque les faits précis rendent difficile le jeu des facteurs. Toutes les exceptions un peu gênantes sont alors attribuées aux influences incidentes, mais avec cette restriction que les changements ainsi déterminés, étroitement liés à l'influence qui les a fait naître, disparaissent avec elle. Or, dans le cas qui nous occupe, quelques-unes des colorations intermédiaires se montrent durables. Les auteurs reconnaissent, il est vrai, que parfois les extrêmes des formes en série peuvent être stables. Mais il ne s'agit ici de rien de semblable. Les formes stables ne sont pas des formes extrêmes ; celles-ci correspondraient à des individus d'un noir douteux (couple CLXXVI *ter*) dont la teinte n'a pas persisté chez leurs descendants, tandis que les intermédiaires constants tiennent vraiment le milieu entre le gris et le noir. Leur aspect dépend de la quantité relative des divers

pigments sur les poils. Comparés aux poils des Souris sauvages, ceux des Souris gris foncé n'ont pas de jarres tricolores ; toutes sont noires et brunes ; un petit nombre de poils fins ont la même coloration : les autres renferment du jaune en quantité variable ; l'extrême pointe du poil est généralement brune. En définitive, la coloration résulte d'une diminution marquée du pigment jaune et de l'envahissement de tous les poils par les pigments noirs et bruns. Je n'ai trouvé aucune différence sensible entre les individus gris foncé, hybrides dont la descendance se disjoint en gris et noirs, et les gris foncé stables. Leur constitution diffère évidemment ; mais il est impossible de décider, d'après l'aspect, du résultat de leur accouplement.

Le comportement de la forme intermédiaire stable dans divers croisements vaut d'être indiqué, car il concourt à mettre la stabilité en évidence. Accouplées avec des Souris grises sauvages, les Souris gris foncé donnent en F_1 des produits gris normaux ; la teinte intermédiaire est donc récessive par rapport au gris. En F_2 , ces gris hybrides redonnent du gris foncé, quoique en faible proportion. Ainsi le couple CCVI, formé par deux individus issus du couple CCXCIII (*sauvage* $\times$ *gris foncé*) donne 7 gris foncé sur 68 jeunes répartis en 10 portées. Accouplés avec des albinos *sans ascendance noire*, les Souris gris foncé donnent, dès la première génération, à la fois des gris foncé et des blancs ; ils se comportent donc, en la circonstance, comme des hybrides, relativement au blanc : l'origine de la Souris noire (issuë d'une albinos) du couple initial explique ce résultat, qui ne contredit nullement le fait de la constance des gris foncé, au contraire.

Telle est la première donnée relative à la production d'une race intermédiaire et stable. Je n'ai pas tenté de mettre cette race en formule ; les généticiens les plus expérimentés renoncent implicitement à représenter symboliquement les formes hybrides du mode *Zea* ou les formes en *Série-continue*, renonçant par là même à tirer quelques prévisions des résultats expérimentaux. Tout essai nouveau paraissait, dès lors, inutile. De fait, en maniant dans tous les sens les formules adoptées pour les Souris grises et les Souris noires, on ne parvient pas à éta-

blir les formules des colorations intermédiaires et moins encore à distinguer, parmi ces colorations, celles qui sont stables et celles qui se disjoignent suivant un mode ou l'autre. Nous sommes, pourtant, certains que ces trois catégories, confondues en un seul « phénotype », ont chacune leur constitution héréditaire propre. Nous chercherons ultérieurement à comprendre, non pas les formules, mais le mécanisme de ces productions diverses.

3. — La panachure.

Les faits relatifs à la panachure proprement dite sont très exactement superposables aux précédents. Tous ceux qui ont élevé des Rongeurs, et tout spécialement des Souris, savent que la panachure est un système de coloration d'une constance parfaite. Mais tous semblent également d'accord pour refuser à la panachure la qualité d'intermédiaire. BATESON s'exprime à ce sujet avec une particulière netteté ⁽¹⁾ ; pour lui, il ne s'agit nullement d'une forme mixte. La plupart des autres auteurs passent la panachure sous silence, quand ils traitent des intermédiaires, l'excluant ainsi par préterition. Or, si les mots ont un sens, on ne peut nier que le système de coloration des animaux panachés, tenant à la fois du système de coloration des deux parents, ne se superpose ni à l'un ni à l'autre, mais se place entre les deux : il est donc intermédiaire, quelle que soit, d'ailleurs, la distance à laquelle il se trouve de l'un et l'autre parent. La différence qui sépare ce système mixte de coloration de tout autre système mixte, tels que ceux dont il vient d'être question, n'est en somme qu'une question d'échelle et de mode de répartition. Que des poils de coloration différente soient dispersés isolément ou par petits groupes dans un pelage, — comme les poils à pigment jaune des Souris gris foncé —, que la localisation des pigments varie sur les poils même, ou que des poils diversement colorés soient groupés suivant des aires relativement étendues et fassent tâche, le résultat apparent n'est certainement pas le même, mais le processus fondamental est tout à fait comparable. Suivant les cas, la disposition intermé-

⁽¹⁾ *Op. cit.*, p. 236.

diaire est plus ou moins évidente pour nos yeux, mais il s'agit toujours d'intermédiaire. On ne s'explique donc guère pourquoi les auteurs mettent constamment à part la panachure proprement dite, lui appliquant le terme de « mosaïque », sinon parce qu'ils la considèrent à un point de vue purement statique, comme une disposition préexistante, sans jamais chercher à analyser vraiment le déterminisme de sa production. C'est cependant là le point essentiel.

D'une manière constante, la panachure apparaît dans les croisements *gris* $\times$ *blanc*, exactement comme les gris foncé apparaissent dans les croisements *gris* $\times$ *noir*, bien que les éléments de la « mosaïque » ne soient peut-être pas de même grandeur.

Les divers expérimentateurs ne s'accordent pas sur sa localisation initiale. Selon L. CUÉNOT ⁽¹⁾ elle « débute toujours par la queue, les doigts et la face ventrale, plus rarement par une petite tache blanche sur le sommet de la tête ». G. ALLEN ⁽²⁾ admet que le pigment disparaît suivant des zones définies, ou une petite tache sur le front, ou l'extrémité de la queue ou la ligne médio-ventrale. Chez le Rat, d'après MORGAN ⁽³⁾, la panachure apparaît suivant une raie ou une tache ventrales. Ces diverses panachures seraient héréditaires.

Mes observations ne concordent pas entièrement avec celles de mes devanciers. J'ai vu des touffes de poils blancs chez des hybrides issus de croisements gris albinos, dans des régions assez variées : le front, les flancs, le dos, le ventre, l'extrémité caudale. Aucune corrélation nécessaire ne m'a paru exister entre ces diverses localisations ; la tache blanche ventrale ou la dépigmentation caudale apparaissent indépendamment et se perpétuent néanmoins. Leur coexistence, notée par L. CUÉNOT, tient, sans aucun doute, à la nature des Souris qui servent aux expériences.

Ce n'est là, d'ailleurs, qu'un point très accessoire. Une rela-

⁽¹⁾ L. CUÉNOT. L'hérédité de la pigmentation chez les Souris, 3^e note. II. Hérédité de la panachure. *Arch. Zool. exp. et gén. N. et R.*, 1904.

⁽²⁾ Glover M. ALLEN. The Heredity of Coat color in Mice. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 1904.

⁽³⁾ T.-H. MORGAN. Breeding experiments with Rats. *The American naturalist*, 1909.

tion beaucoup plus importante existe nettement entre la localisation de la panachure et sa persistance dans la lignée. Aucune des Souris portant une tache dorsale n'a fourni de descendant semblable à elle :

Une femelle grise, née d'un couple fauve albinos, porte une tache blanche non symétrique sur le dos, et une autre, également asymétrique, sur le museau. Accouplée avec l'un de ses frères gris, elle donne 27 petits, dont un seul porte une tache blanche de forme carrée, *médiane* et *ventrale*.

Une autre femelle, sœur de la précédente, porte sur le dos quelques poils blancs. Accouplée avec un frère gris, elle donne 30 petits, dont 1 seul porte une large zone décolorée, asymétrique, partant de la ligne médio-dorsale et s'étendant largement sur le flanc et les cuisses. La descendance de ce dernier individu ne fournit aucune panachure dans trois générations successives, strictement endogames.

Une troisième femelle, F_3 , portant une tache dorsale de part et d'autre de la ligne médiane et une tache médio-ventrale, est accouplée avec un frère gris uniforme. Les descendants immédiats, uniformes, sont répartis en trois couples et donnent un grand nombre de descendants uniformes ; un seul porte une tache dorsale, mais n'a que des descendants uniformes.

De même, un mâle F_3 , porteur d'une large tache blanche latérale, accouplé avec une sœur, puis avec une femelle sauvage, ne donne aucun descendant immédiat ou médiate panaché.

Enfin, un mâle et une femelle, appartenant à une même portée, caractérisés tous deux par une tache blanche dorsale, ne donnent que des descendants uniformes.

La panachure dorsale apparaissant dans la descendance immédiate ou médiate des couples *blanc* $\times$ *gris* ne semble donc pas se perpétuer dans la suite des générations. Il convient pourtant de noter que trois des quatre couples ont donné un petit panaché. On peut voir là, évidemment, une simple coïncidence et l'effet d'une même cause produisant la panachure d'une manière indépendante, chez deux individus issus l'un de l'autre. Je ne nie pas qu'il ne puisse en être ainsi. Les faits, toutefois, me paraissent susceptibles d'une autre interprétation, suivant laquelle la production d'une zone dépigmentée, en une

région quelconque du corps, traduirait un processus capable d'aboutir, à un moment donné, à une panachure constante.

Celle-ci correspond, suivant les auteurs et suivant mes propres observations, à l'existence d'une plage blanche ventrale, accompagnée ou non de dépigmentation caudale. Elle peut survenir directement, dans la descendance immédiate ou médiate d'un couple *blanc* $\times$ *gris*; elle peut aussi paraître dans la descendance d'une panachée dorsale. Tel est le cas de la femelle F_3 qui a donné, parmi des petits uniformes, un individu à tache blanche ventrale, une femelle. Accouplée avec un frère albinos, celle-ci produit, en deux portées, 5 blancs et 4 gris dont un taché de blanc. Ce résultat mérite d'être souligné car, le plus ordinairement, une panachée accouplée avec un uniforme donne des produits uniformes. La venue d'un petit panaché ventral implique donc, ou un albinos tenant de sa mère une constitution très voisine de celle qui se traduit par la panachure, ou une modification de la dominance; mais les antécédents du couple et la panachure de la femelle conduisent à admettre la première hypothèse.

Quoi qu'il en soit, du reste, la suite met en évidence l'établissement d'une panachure héréditaire. En effet, le mâle albinos étant mort, j'accouple la femelle avec son fils panaché et j'obtiens : 15 pigmentés, dont 7 panachés, et 6 albinos. L'augmentation des individus panachés ne saurait passer ici pour une coïncidence; l'influence des parents panachés ne fait vraiment aucun doute. Je n'ai pu pousser plus loin l'expérience, car, accouplés entre eux, ces panachés se sont montrés peu prolifiques, voire stériles; ils ont rapidement et beaucoup engraisé. Néanmoins, deux couples constitués avec quatre des petits uniformes m'ont fourni, l'un un panaché sur 4 gris et 7 blancs en 4 portées, l'autre 2 panachés sur 3 gris en une seule et unique portée. Ces deux derniers résultats confirment les précédents.

Ces Souris se comportent donc comme des hybrides au point de vue panachure, et ce comportement met bien en valeur le caractère héréditaire de la panachure ventrale, née dans les conditions énoncées.

D'ailleurs, dans d'autres cas où elle est apparue sans être précédée de taches dorsales, la panachure médio-ventrale a éga-

lement persisté, quoique d'une manière moins marquée, étant données les conditions où j'ai dû me placer. Un couple gris F_4 , issu d'un couple initial *blanc* $\times$ *gris*, donne 13 portées renfermant un certain nombre d'individus à dépigmentation caudale, puis, à la 14^e portée, une femelle portant une tache ventrale, mais à queue uniforme. Accouplée avec l'un de ses frères, cette femelle donne 84 petits gris, en 15 portées, dont un seul a une tache ventrale et la queue dépigmentée. Cette Souris, une femelle, accouplée avec un frère dont l'extrémité caudale est aussi dépigmentée, mais dont le ventre est uniforme, ne donne qu'un seul individu semblable à elle sur 14 petits. Il est probable que l'obligation où j'étais d'accoupler des panachées avec des uniformes, en raison même des circonstances, ne favorisait pas l'apparition de la panachure ventrale. Celle-ci, en tous cas, coïncide fréquemment, dans mes élevages, avec une fécondité limitée. En rapprochant, néanmoins, mes résultats de ceux qu'ont obtenu mes devanciers, on doit conclure que la panachure à début ventral correspond, chez les Souris, à une constitution héréditaire.

Mais elle n'est pas la seule ; la panachure débutant par l'extrémité caudale se perpétue également, sans aucune difficulté. Elle apparaît, comme la précédente, dans la descendance de couples *gris* $\times$ *blanc* ; elle y apparaît même avec une certaine fréquence, mais non dans tous les couples d'une lignée. Qu'elle résulte de l'hybridation, je ne puis en douter, car les Souris grises que j'ai utilisées proviennent de lignées qui, pendant plus de 6 ans, n'ont jamais renfermé d'individus à dépigmentation caudale, et j'ai déjà dit que les albinos ne descendaient sûrement pas de panachées. Du reste, j'ai pu faire la différence entre les Souris chez lesquelles la dépigmentation caudale provient d'une influence ancestrale et celles chez lesquelles elle résulte d'une influence actuelle. J'ai constaté, en effet, que dans les lignées d'hybrides, issues d'un albinos ou d'une noire à ascendance panachée, la dépigmentation caudale apparaissait, même en l'absence de toute autre panachure, à toutes les générations et d'une manière extrêmement précoce. Quand elle résulte de l'accouplement lui-même, elle n'apparaît guère à la deuxième génération, mais, au plutôt, à la troisième. Son étendue varie, suivant les individus, dans des proportions

assez considérables, allant du quart, même du tiers terminal de la queue à un très court segment, voire à quelques poils blancs seulement. Elle est généralement isolée.

J'examinerai plus loin son mode d'hérédité, qui est assez particulier. Il me suffit ici de constater que cette panachure correspond à une constitution héréditaire. Aucun auteur ne l'a examinée à ce point de vue. ALLEN seul note qu'elle apparaît chez les animaux sauvages et ajoute : « It would thus appear that the character is capable of inheritance and fixation » ⁽¹⁾. Je l'ai maintenue, pour ma part, pendant plusieurs générations, et ne puis avoir aucun doute.

Ce qui offre le plus d'intérêt, une fois affirmé le fait de l'hérédité, c'est surtout le mécanisme morphologique de la production d'une panachure héréditaire. ALLEN invoque l'existence de centres de pigmentation, sur lesquels CASTLE, avant lui, avait attiré l'attention dans le cas des Cobayes. La pigmentation rayonnerait autour de chaque centre et viendrait rejoindre les centres voisins. Pour qu'il apparaisse une zone blanche, il suffirait que l'un quelconque de ces centres, affaibli, se développât incomplètement. La situation de la zone blanche dépendrait du centre intéressé, et son étendue, du degré « d'affaiblissement ». A cette manière de voir, MAC CURDY et CASTLE ⁽²⁾ ajoutent, pour le cas particulier de la panachure ventrale, que le tégument abdominal, se constituant tardivement chez l'embryon, la quantité de pigment ne suffirait pas toujours pour colorer cette région.

Ces suppositions ne rendent pas compte du phénomène ; elles posent simplement la question sous une autre forme. Ce que nous désirons précisément connaître, c'est le déterminisme même du processus. quel que soit le processus anatomique qui aboutit à la panachure. Volontiers, les auteurs invoquent, avec MORGAN ⁽³⁾, une « dominance incomplète », les deux « caractères » formant une mosaïque qui se comporte comme

⁽¹⁾ S.-M. ALLEN, *Op. cit.*, p. 16.

⁽²⁾ Hansford MAC CURDY and W.-E. CASTLE, Selection and crosss-breeding in relation to the inheritance of Coat-pigments and Coat-patterns in Rats and Guinea pigs, *Carnegie institution*, 1907.

⁽³⁾ MORGAN, *Op. cit.*

un caractère simple ⁽¹⁾. D'après BATESON ⁽²⁾, pour qui un facteur ne domine que son absence, il ne peut être question de dominance incomplète ; la panachure résulterait de la disparition d'un ou de plusieurs facteurs dans certaines zones. Ce n'est là que verbalisme, façon différente de désigner la panachure et de constater son hérédité ; et il n'y a pas lieu de retenir davantage l'hypothèse de la « contamination » d'un caractère par l'autre, grâce à laquelle CASTLE ⁽³⁾ croit triompher de toutes les difficultés, sans préciser, du reste, ce qu'il faut entendre par contamination ; chacun peut l'entendre à sa guise.

Or, pour en fournir une interprétation valable, il ne suffit pas de changer l'étiquette d'un phénomène, il faut, bien plutôt, s'attacher à analyser ce phénomène dans la mesure où les données acquises le permettent. A cet égard, il importe de remarquer que la panachure ne se produit pas chez tous les descendants d'un couple, ni dans chaque portée, ni même chez tous les individus ; le même couple se comporte donc de manières différentes suivant les moments. Nous avons déjà fait une observation semblable à propos des gris foncé, mais le processus est, ici, plus complexe encore. « Panachure », en effet, est un mot qui recouvre une série de faits distincts. L'aspect morphologique qui reparait dans les générations successives n'est pas quelconque, les zones dépigmentées n'occupent pas des situations variables suivant les individus ; elles occupent les zones ventrale ou dorsale ou céphalique, leur étendue diffère autant que leur localisation et les diverses panachures ne sont pas interchangeables d'une génération à l'autre : chacune caractérise une lignée bien déterminée. De la sorte, il ne suffit pas d'imaginer un « facteur panachure » ni de parler vaguement de « dominance incomplète », de « perte de facteurs », de « contamination » ; il faudrait multiplier les « facteurs », admettre plusieurs modes de « dominance complète » ou des pertes diversement localisées ; après quoi nous nous retrouverions exactement à notre point de départ : rechercher la cause de ces modifications.

⁽¹⁾ W.-E. CASTLE and S.-M. ALLEN, The heredity of albinism, *Proceed. Acad. Arts and Sc.*, 1903.

⁽²⁾ BATESON, *Op. cit.*, p. 236.

⁽³⁾ W.-E. CASTLE, Yellow mice and gametic purity, *Science*, 1906.

Avec sa candeur coutumière, T.-H. MORGAN suggère l'explication suivante : dans certains croisements de Souris uniformes et de Souris panachées l'expérimentateur éprouve de la difficulté à classer les F_2 , car certains individus qui semblent uniformes possèdent, en réalité, des poils blancs. MORGAN se demande alors « si la question n'est pas d'ordre physiologique, le résultat étant dû à l'activité des cellules plutôt qu'à l'absence des facteurs » ⁽¹⁾. Au cours de la segmentation le facteur **A** (agouti). se séparerait du facteur **C** (qui détermine la couleur) dans certaines cellules ; celles-ci, dépourvues du facteur **C** continueraient néanmoins à se multiplier et donneraient des zones blanches. Il n'y aurait pas, à vrai dire, un « facteur panachure » mais une « tendance héréditaire » à la séparation de **A** et de **C**. PLATE ⁽²⁾ pense également que la panachure est une « tendance » à la dominance incomplète ; il s'agirait alors d'« hérédité générale » s'opposant à l'« hérédité spéciale », qui est celle des facteurs.

Pour tout esprit positif, ces distinctions ne sont qu'un lamentable cliquetis de mots. Dans la mesure où ces mots ont un sens, les facteurs ressemblent étrangement aux tendances et l'on se demande ce que signifie l'opposition marquée entre les phénomènes physiologiques et les facteurs.

Incontestablement, ici comme toujours, nous sommes en présence de phénomènes physiologiques ; et il faut les comprendre comme représentant le mode *unique* d'activité de la substance vivante d'où dépendent les aspects morphologiques. Dans le cas particulier de la panachure, l'aspect morphologique évoque aussitôt l'idée d'un mélange constituant un intermédiaire entre deux ascendants diversement constitués ; et souvent il s'agit d'un intermédiaire stable, dans lequel CASTLE et ALLEN reconnaissent un type distinct résultant de l'union de deux caractères, union si intime qu'ils se comportent désormais comme un seul caractère. Ce mélange morphologique n'implique évidemment pas un mélange matériel au sens vrai du mot et nous pouvons nous contenter d'une première approximation, en voyant en

⁽¹⁾ T.-H. MORGAN, Recent experiments on the inheritance of coat color in mice, *The American naturalist*, 1909.

⁽²⁾ L. PLATÉ, *Op. cit.*

lui l'effet du fonctionnement général des parties constitutives de l'œuf.

Ce fonctionnement présente des modalités extrêmement diverses ; il dépend, sans aucun doute, des conditions dans lesquelles se trouvent les organismes, soit au moment de la formation des gamètes, soit au moment de la fécondation, soit au cours du développement. Dans le cas qui nous occupe, cette influence des circonstances environnantes apparaît avec évidence. Assurément, les conditions de mes élevages n'ont pas été expérimentalement modifiées, je l'ai précédemment indiqué, mais ce fait ne saurait empêcher les modifications de se produire. Ainsi que nous le remarquons plus haut, la panachure n'apparaît que chez quelques descendants d'un couple : elle ne se montre pas dans toutes les portées et n'intéresse pas tous les individus d'une portée. Comme cela se passe, d'ailleurs, pour les Souris gris foncé ou les Souris jaune gris, la panachure est, en quelque sorte, sporadique.

Ce mode d'apparition implique des conditions de production différentes pour les individus uniformes et les panachés. De toute évidence, si les parents demeurent semblables à eux-mêmes, ils donneront constamment naissance à des petits également comparables entre eux dans les différentes portées, aussi bien que dans la même portée ; s'ils subissent un changement, ils ne le subissent pas spontanément. Ce changement ne résulte pas, par exemple, du vieillissement des parents, puisque leur progéniture panachée appartient à une portée *quelconque*. Ce changement doit donc venir du dehors et, sans être définitif en ce qui concerne l'individu, il suffit pour modifier d'une façon durable les gamètes ou l'œuf. Ainsi, par quelque bout que l'on prenne la question, on en revient donc toujours, inéluctablement, à l'interaction de l'organisme avec ses conditions d'existence, ce terme étant pris dans son sens le plus large. Lorsque les gamètes se forment ou que, une fois formés, il s'unissent, ou même après leur réunion, tout changement des conditions peut déterminer une variation constitutionnelle de l'œuf. Et si cet œuf dérive de l'accouplement d'un animal à pelage gris avec un animal à pelage blanc, la variation se traduira quelquefois par la présence de plages blanches sur le pelage gris. Nous ne pouvons pas dire

que l'œuf ait perdu une partie quelconque de lui-même ; nous pouvons même affirmer qu'une telle hypothèse est contraire aux faits, puisque les individus panachés donnent quelquefois naissance à des individus uniformément gris. La seule chose dont nous soyons tout à fait sûrs, c'est que l'aspect morphologique dépend de la mise en présence de deux gamètes différents et que leur union en un seul zygote entraîne, entre les divers constituants de ce zygote, l'établissement d'un système d'échanges qui dérive à la fois et du système d'échanges de chacun des deux gamètes et des conditions actuelles. Mais ce système d'échanges ne reste pas constamment semblable à lui-même ; il varie en fonction de variables multiples, tenant aussi bien à l'organisme qu'au milieu. Il se transforme au cours de la vie individuelle ; il peut être remplacé par un autre que manifestera un aspect analogue à celui des parents uniformes, et alors la panachure disparaîtra momentanément ou définitivement ; il peut faire place aussi à un système d'échanges qui se traduira par une panachure différente.

C'est ce que suggèrent l'ensemble des observations qui précèdent. La panachure dorsale traduit un système d'échanges résultant de l'accouplement *pigmenté* $\times$ *albinos*, système qui ne dure pas et évolue en divers sens. La morphologie laisse à penser qu'il évolue vers deux systèmes relativement constants, dont l'un correspond au pelage uniforme et l'autre à une panachure médio-ventrale ; mais l'évolution se fait en outre dans bien d'autres directions. Toutefois, aucun système ne dérive nécessairement d'un autre ; chacun dépend d'un ensemble de conditions incessamment changeantes, toujours liées aux précédentes, qui conditionnent les suivantes et dont le système antécédent fait toujours partie intégrante. Si la panachure ventrale succède parfois à la panachure dorsale, la première peut apparaître d'emblée ; elle peut aussi succéder ou s'ajouter à une dépigmentation caudale, ainsi que je l'ai observé à deux reprises.

En fait, les systèmes se succèdent et diffèrent les uns des autres. Tantôt ils déterminent un aspect morphologique spécial, tantôt plusieurs d'entre eux correspondent au même aspect. La panachure, en particulier, n'est qu'une apparence globale qui dissimule une diversité fondamentale ; et celle-ci montre

que les divers systèmes d'échange ne sont pas équivalents entre eux. On distingue tout d'abord les panachures qui, dans les croisements avec uniformes, se comportent comme récessives, et celles qui, dans les mêmes croisements, se comportent comme dominantes. Mais d'autres, la dépigmentation caudale en particulier, se comportent d'une manière encore différente. Toutes néanmoins présentent, dans les générations successives, une constance indiscutable. La constance, toutefois, n'est pas absolue ; et ce qui montre précisément les changements incessants de systèmes d'échanges, ce sont les variations morphologiques que l'on observe en suivant une panachure à travers les générations. Ces variations ne sont nullement de l'ordre des fluctuations individuelles, de celles que les généticiens attribuent volontiers au milieu, qui vont et viennent, d'une génération à l'autre, la tache blanche augmentant ou diminuant. Non, chacune de ces variations persiste dans la lignée, si l'on prend soin d'accoupler entre eux des individus suffisamment semblables, d'une façon relative tout au moins. Grâce à une sélection méthodique, les généticiens, tels que L. CUÉNOT d'une part et CASTLE de l'autre, obtiennent des individus de plus en plus blancs, jusqu'à la dépigmentation complète, les yeux exclus, — et d'autres de plus en plus pigmentés, jusqu'à l'uniformité presque totale. Pareil résultat ne pourrait être obtenu, si les variations qui servent d'échelons successifs n'étaient elles-mêmes constantes. Quel est l'origine de ces changements ? On ne saurait évidemment les mettre sur le compte de la sélection. Celle-ci utilise les variations de la panachure, elle ne les produit pas et ne saurait le faire par aucun moyen. On peut dire, assurément, que le « facteur » ou les « facteurs » de la panachure varient ; on peut invoquer la « tendance » de MORGAN. Celle-ci, même, exprime une idée suffisamment vague pour qu'il soit possible de l'interpréter de toutes les manières, dont l'une consisterait à dire que la panachure a pour essence de varier sans cesse. Mais nous n'appréhendons avec ces mots aucune idée positive. Disons-nous alors, avec JOHANNSEN et divers généticiens à sa suite, que ce sont des variations germinales ? La question demeure identiquement la même : le germe varie-t-il spontanément ou sous l'influence d'une action étrangère ? Cette influence, les généticiens s'ingénient à la nier.

WOLTERECK ⁽¹⁾, par exemple, constatant des variations de l'épine chez les *Daphnies parthénogénétiques*, affirme que ces variations ne dépendent pas du milieu. Mais ces dénégations sommaires ou ces affirmations péremptoires ne tiennent pas lieu de faits. Lorsque WOLTERECK voit varier l'épine des *Daphnies* sous l'influence de la température et qu'il isole les variations extrêmes, il a beau prétendre que des variations germinales coïncident avec des variations du milieu, les faits irréfutables obligent à admettre que ces deux catégories se confondent, et que les premières dépendent étroitement des secondes. La même conclusion s'impose dans les variations de la panachure ; elles n'ont lieu que si les producteurs de gamètes varient, et ceux-ci ne varient qu'en fonction des circonstances extérieures. Exprimer ces variations en parlant des modifications des systèmes d'échanges nous maintient plus près des données concrètes que parler de variations de « facteurs », car les systèmes d'échanges sont l'expression d'un fait, tandis que le « facteur » n'est qu'une interprétation dont nous examinerons ultérieurement la légitimité.

4. Conclusion générale sur les intermédiaires

En conséquence, l'interaction de l'organisme et du milieu se retrouve en toute occasion ; c'est à elle que nous sommes constamment et obligatoirement ramenés, lorsque nous nous efforçons d'analyser les phénomènes et de remonter à leurs causes. Nous essaierons plus tard de saisir le mécanisme de cette interaction ; il nous suffit de constater, pour le moment, qu'elle a parfois pour conséquence l'apparition, dans la progéniture de couples diversement pigmentés, d'individus intermédiaires, se perpétuant dans la suite des générations, sans aucune trace de ségrégation. Le fait demeure essentiellement le même, qu'il s'agisse soit de panachure proprement dite où les deux « caractères » sont tous deux nettement extériorisés et forment une mosaïque aisément visible, soit d'un « mélange » plus intime des teintes, qui se résout toujours, du reste, à l'analyse, dans l'empiétement d'une teinte sur l'autre.

(¹) Cité par CASTLE, 1913.

L'existence de ces intermédiaires ne signifie pas passage graduel et effectif entre deux formes. Chaque degré ne représente pas une étape, et nous le voyons bien lorsque les couples *noir* $\times$ *gris* donnent naissance, dans la même portée, à une série continue de teintes passant insensiblement du gris au noir. L'ensemble de ces degrés, tous directement reliés à leur couple d'origine, montre que l'interaction des gamètes se produit dans des conditions différentes, mais néanmoins fondamentalement comparables. De la similitude foncière résulte l'enchaînement morphologique, et des différences résulte la dissemblance des teintes. En outre, l'existence de transitions si ménagées entre les divers aspects montre, avec la plus grande netteté, que les transformations de la substance vivante ne sont pas liées à l'existence de « caractères » tranchés et tels qu'il ne puisse se produire entre eux aucun intermédiaire ; c'est en vain que PLATE fait appel à des facteurs « polygènes » déterminant des « fluctuations mutatives ». En fait, toutes les réalisations sont possibles, aussi bien dans le cas des intermédiaires *noir* $\times$ *gris* que des intermédiaires *gris* $\times$ *blanc*. Ce dernier cas, même, est particulièrement instructif, puisqu'il prouve que chacun des degrés, si peu différent soit-il du précédent ou du suivant, peut être une disposition héréditaire. En se plaçant au point de vue général de l'évolution, ces constatations ont un puissant intérêt, car elles mettent en évidence l'inanité de la théorie de l'Orthogenèse, soutenue par EIMER, qui consiste précisément à mettre arbitrairement en série des formes pouvant tout aussi bien avoir une origine commune, ainsi que le prouve le mode d'apparition des panachés. Ce mode d'apparition concorde d'ailleurs avec d'autres faits morphologiques du même ordre, bien que ne portant pas sur la coloration du pelage ⁽¹⁾.

(1) Il va de soi que la panachure ne provient pas nécessairement d'un croisement effectué dans certaines conditions. D'autres influences la produisent. Mais ce fait ne contredit en rien ce qui précède. Si le croisement, en effet, se produisant dans certaines conditions, entraîne l'établissement du système d'échanges qui se traduit par la panachure, d'autres agents pourront aussi bien déterminer des systèmes se traduisant par un aspect extérieur analogue. Le processus ne sera évidemment pas le même.

CHAPITRE III

L'UNIFORMITÉ ET LA DOMINANCE

1. Les races physiologiques de « *Mus musculus* » L.

Tous les auteurs qui ont choisi les Souris comme matériel d'études s'entendent pour affirmer que les Souris sauvages sont, toutes, de race pure. Elles devraient donc se comporter, toutes, d'une manière analogue dans les croisements ; en particulier, les hybrides de première génération issus de l'accouplement d'une Souris sauvage avec une Souris domestique, également de race pure, devraient être tous semblables. NAUDIN et MENDEL, nous l'avons vu, ont insisté sur l'uniformité des hybrides F_1 en ce qui concerne les plantes ; nombre de généticiens l'ont observée chez les animaux ; en fait, les accouplements entre Souris de race pure rentrent d'ordinaire dans cette règle. Elle s'explique, du reste, aisément, s'il est exact que les organismes de race pure ne produisent qu'une seule sorte de gamètes. Cependant, NAUDIN lui-même, décrivant des hybrides F_1 de *Datura stramonium* $\times$ *D. lœvis*, indiquait, implicitement du moins, que l'uniformité souffrait des exceptions. Depuis, la connaissance de cas nombreux, se rapportant au mode en *Série-continue*, réduit encore l'importance de cette « règle ». Du même coup, la signification du phénomène de dominance est remise en question, car si les produits F_1 affectent des formes transitionnelles entre les deux parents, les rapports de dominance sont renversés d'un extrême à l'autre. L'importance de ce fait, pour l'étude générale de l'hérédité, ne saurait échapper à tout esprit dénué de parti pris.

Les circonstances m'ont conduit à examiner de près un cas particulièrement remarquable, d'une interprétation délicate, mais qui concourt à montrer qu'il faut se garder d'ériger en

règle générale l'uniformité des hybrides de première génération. J'ai déjà fait allusion à ce cas, et j'ai indiqué aussi que les Souris grises sauvages utilisées pour mes recherches provenaient de plusieurs sources. Elevées séparément en cage, les diverses lignées sauvages ont fourni une série de générations exclusivement composées d'individus tous semblables entre eux, tous gris uniforme : il s'agit donc bien de races pures.

Néanmoins, les résultats du croisement des individus de ces lignées avec des Souris fauves ou albinos ne concordent pas entre eux. Les Souris de la lignée M ou celles de la lignée S accouplées avec une fauve ou une albinos *quelconques* donnent une première génération d'hybrides tous gris et uniformes, comparables au parent sauvage ; la constitution du parent fauve ou albinos n'exerce aucune influence immédiate visible. Les Souris de la lignée C se comportent tout autrement. Les produits de leurs croisements diffèrent suivant que ces croisements s'effectuent avec des albinos sans antécédents fauves ou avec des albinos issus de fauves. Dans le premier cas, les produits F_1 sont exclusivement gris ; dans les deux autres, les produits sont les uns gris, les autres jaune foncé (yeux noirs) dans les proportions suivantes :

Un couple ♀ *fauve* $\times$ ♂ *gris* donne 5 portées comprenant ensemble 18 individus dont 9 seulement ont survécu : 5 gris, 4 jaunes.

Deux autres couples ♀ *gris* $\times$ ♂ *fauve* donnent respectivement 7 gris et 5 jaunes, 6 gris et 4 jaunes.

L'unique portée d'un couple *gris* $\times$ *blanc* renferme 3 gris et 1 jaune.

Enfin, deux accouplements entre gris de la lignée C et gris panaché (provenant d'hybrides de la lignée M avec blanches issues de fauve) donnent également des gris et des jaunes, mais dans une proportion bien moindre : sur 28 petits dont j'ai pu noter la couleur exacte, je compte seulement 3 jaunes. Par contre, le croisement des deux lignées M et C fournit exclusivement des Souris gris uniforme.

Ainsi, les résultats obtenus sont constants et les chiffres, quoique faibles, montrent qu'il ne s'agit pas d'exceptions négligeables, imputables à un accident, mais d'une constitution spéciale des Souris C. Ces Souris ne seraient-elles pas de race

pure ? L'hypothèse ne s'appuie sur aucune donnée. La région où ces Souris ont été capturées est éloignée de tout centre d'élevage, et l'on doit précisément remarquer que les Souris provenant du Muséum, qui auraient pu se mélanger aisément avec des Souris domestiques, se comportent, en général, suivant les données mendéliennes.

J'ai fait également l'hypothèse que la lignée C appartenait à une espèce, tout au moins à une variété morphologique spéciale. Mais l'examen que M. E. L. TROUËSSART a bien voulu faire ne confirme pas cette hypothèse. L'éminent mammalogiste a eu l'obligeance de m'écrire qu'il n'a « trouvé extérieurement, et sur le crâne retiré de la peau, aucune différence entre *Mus musculus* de la Commanderie et les Souris des maisons de Paris ou d'Afrique ».

Force nous est donc d'admettre que nous sommes en présence d'une race physiologique tout aussi pure que la race commune, dont les particularités de constitution se révèlent dans certains croisements. En effet, la dissemblance des hybrides de première génération provient évidemment, pour une part tout au moins, de la Souris sauvage : la même femelle blanche, successivement accouplée avec un mâle C et un mâle M, donne des petits gris et des petits jaunes avec le premier, et seulement des petits gris avec le second. La Souris domestique n'est pourtant pas indifférente, puisqu'elle ne produit de petits jaunes avec une Souris C que si elle a des ascendants fauves.

La connaissance d'une race physiologique de *Mus musculus* L. est assurément un fait intéressant. L'intérêt principal réside surtout dans les propriétés de cette race au point de vue héréditaire. Or, à ce point de vue, non seulement les hybrides F₁ ne sont pas semblables entre eux, mais encore le phénomène de dominance ne se produit que d'une manière incomplète. La dominance existe, en effet, si l'on envisage les Souriceaux gris, mais elle n'existe pas si l'on envisage les Souriceaux jaunes. On ne peut même pas dire qu'il y ait dominance de la pigmentation sur l'absence de pigmentation, puisque le pelage jaune résulte aussi bien des accouplements *gris* $\times$ *fauve*, *gris* $\times$ *panaché* que *gris* $\times$ *blanc*. En outre, la coloration jaune procède

de celle des deux parents, l'examen des poils ⁽¹⁾ l'établit d'une façon positive.

Les hybrides gris ne présentent rien de particulier. Accouplés entre eux, ils donnent des gris et des fauves. Les Souris jaunes se comportent d'une manière toute spéciale. Elles ne sont pas dominantes par rapport aux grises, par quoi elles diffèrent nettement des Souris jaunes étudiées par L. CUÉNÔT et divers autres auteurs, sur lesquelles nous reviendrons dans un prochain chapitre ; elles leur ressemblent, sans doute, en ce qu'elles ne sont pas stables, mais elles ne produisent pas de grises : elles produisent des jaunes, des fauves et des individus jaune gris que nous avons précédemment étudiés.

Ainsi, dans une même portée, existent des Souriceaux hybrides, dont les uns donnent, en F_2 , des produits de disjonction normale, dont les autres donnent un produit d'aspect tout particulier, qui se rapproche du parent le plus pigmenté sans se confondre avec lui. Comment comprendre ce phénomène ?

Constatons tout d'abord qu'il ne s'agit certainement pas d'un phénomène isolé. D'autres auteurs ont signalé, sans y insister, des faits analogues. Déjà CRAMPE ⁽²⁾, en 1885, croisant *Mus decumanus* avec un Rat blanc, obtenait, en F_1 , soit des gris uniformes, soit des panachés. Plus tard, DAVENPORT obtient, d'un couple ♀ grise $\times$ blanc ♂, 5 jeunes, dont 4 ressemblent à la ♀ grise, quoique cependant plus jaunes sur le dos de la nuque, et de teinte crème entre les pattes, tandis que le 5^e, gris dans l'ensemble en dessus, est cendré en dessous, avec des poils jaunes à la face ventrale de la ceinture scapulaire, une tache blanche au milieu du ventre et 5 taches blanches du côté dorsal ⁽³⁾. De même, G.-M. ALLEN ⁽⁴⁾, parmi plusieurs portées d'un couple gris $\times$ blanc, en obtient une renfermant trois individus plus clairs que le gris sauvage, mais qui n'ont pas vécu. MORGAN ⁽⁵⁾, de son côté, a étudié une variété de *Mus musculus* avec ventre blanc, flancs châtain et dos sombre qui, accouplée avec des grises ou des albinos, donne, à la fois, des individus à

(1) Voir Première partie, chap. II, p. 61.

(2) Cité par BATESON. The present state, etc., 1903.

(3) C. B. DAVENPORT. Color inheritance in Mice. *Science*, 1904.

(4) G. M. ALLEN. *Op. cit.*, 1904.

(5) T. H. MORGAN. *Op. cit.*, 1911.

ventre blanc et d'autres à ventre gris. Accouplés entre eux, il est vrai, les individus de cette variété donnent le même résultat. Précédemment, chez le Rat, MORGAN ⁽¹⁾ avait observé que les jeunes issus du croisement *Rat commun* $\times$ *albinos* ont les poils du ventre tantôt ardoise, tantôt blanchâtres ; certains individus possèdent une tache ou une raie ventrale. Enfin SCHUSTER ⁽²⁾ paraît avoir eu entre les mains des Souris comparables aux miennes, et l'on doit regretter qu'il ait procédé, à leur égard, d'une manière hâtive et superficielle. SCHUSTER a fait 74 couples avec des Souris blanches achetées chez divers marchands et des Souris grises capturées un peu partout dans Oxford ; il s'est contenté d'obtenir une seule portée de chaque couple. Or, si 70 d'entre eux ont donné des produits exclusivement gris, 2 ont donné, en outre, des jaunes (7 en tout) et 2, des « chinchillas » (6 en tout). Les Souris constituant ces couples auraient demandé une analyse serrée ; SCHUSTER ne l'a point faite, il se désintéresse même entièrement des « chinchillas », au point de ne donner aucune précision sur la teinte qu'il désigne ainsi. Quant aux jaunes, il les attribue à l'influence de l'albinos utilisée, dont il ignore, d'ailleurs, l'origine. Il a accouplé des jaunes soit entre elles, soit avec des blanches, soit avec des grises hybrides et constaté, dans les deux derniers cas, la naissance de Souriceaux jaune foncé sur lesquels il ne fournit aucun renseignement. Manifestement, SCHUSTER n'a accordé qu'une attention distraite aux difficultés qui se présentaient à lui, pour retenir surtout ce qui concordait avec les données mendéliennes strictes. En rapprochant, néanmoins, ses résultats des miens, il semble bien y avoir entre eux de très frappantes analogies. On en tire tout au moins confirmation du fait que des Souris sauvages, accouplées avec certaines races domestiques, donnent des produits gris et jaunes dès la première génération. De l'ensemble des faits recueillis, on peut conclure, en outre, que l'accouplement des Souris et des Rats sauvages avec leurs congénères albinos donne parfois, à la première génération, des produits appartenant à deux formes plus ou moins distinctes.

⁽¹⁾ T. H. MORGAN. Breeding experiments with rats. *The American naturalist*, 1909.

⁽²⁾ E. H. J. SCHUSTER. Results of crossing grey (house) mice with albinos. *Biometrika*, 1905.

Et c'est là qu'est le nœud de la question.

Ce fait n'a guère, pourtant, retenu l'attention. DAVENPORT se dispense de toute explication en disant que les produits F_1 ont, dans l'ensemble, l'aspect gris plus ou moins modifié, surtout si l'albinos n'est pas pure. BATESON, interprétant les résultats de CRAMPE, se contente d'admettre l'existence de deux sortes de gamètes soit chez le Rat sauvage, soit chez l'albinos. C'est, évidemment, l'hypothèse qui vient aussitôt à l'esprit ; je montrerais plus loin qu'elle ne suffit pas à expliquer l'apparition des jaunes gris dans la descendance des hybrides F_1 de la lignée C, qu'elle n'explique pas davantage l'absence de Souris grises à dominance stricte, aussi bien dans la lignée sauvage que dans les Souriceaux F_2 ⁽¹⁾.

W. T. SWINGLE, qui a observé des faits de « dominance imparfaite » dans les hybrides issus du croisement de divers *Citrus* ⁽²⁾, imagine que ces imperfections sont dues à des différences dans la position relative prise par les chromosomes et autres facteurs au moment de la fusion des gamètes, et persistent après la fusion ; il donne à ce processus le nom de *zygotaxie*. Mais il s'agit d'un processus purement imaginaire dont on ne peut rien retenir.

La recherche de la solution me paraît devoir être orientée dans une autre direction. Remarquons, en effet, que des deux formes F_1 , l'une se superpose à celle du parent gris et l'autre est un intermédiaire morphologique entre les deux parents, qu'il soit jaune uniforme ou gris panaché. Les croisements qui donnent de pareils produits ne pourraient-ils pas être considérés comme un cas extrême du mode en *Série-continue* ? Au premier abord, ce rapprochement semble paradoxal ; il le semble beaucoup moins, si l'on examine avec soin diverses particularités. La première, et la principale, est l'absence d'uniformité des produits F_1 . Dans les cas typiques, les individus forment une série complète entre les deux parents représentant les extrêmes, ce qui ne se réalise assurément pas ici. Mais à côté de ces cas typiques, il en existe d'autres moins complets. C'est ainsi que

⁽¹⁾ Voir p. 83.

⁽²⁾ Walter T. SWINGLE. Variation in first generation hybrids (imperfect dominance) : its possible explanation through zygotaxis *IV^e Conférence internationale de Génétique* 1911 (1913).

GARD (1), en croisant divers Cistes, obtient en F_1 des résultats fort significatifs. *Cistus ladaniferus* fécondé par *C. monspeliensis* donne des plantes hybrides, dont une identique à l'espèce-mère et les autres « se partageant en deux groupes distincts : les uns presque semblables à *C. monspeliensis*, les autres à *C. ladaniferus*, surtout par le feuillage ». La série complète manque donc et, en particulier, l'un des extrêmes. De même, les plantes issues du croisement de *C. laurifolius* avec *C. monspeliensis* constituent divers intermédiaires dont les uns se rapprochent du père, les autres « tendent vers *C. laurifolius* par la forme des feuilles, sans d'ailleurs se rapprocher autant de cette espèce que les premiers de *C. monspeliensis*. » D'autres croisements de *Cistus* donnent des résultats correspondant d'une manière encore plus étroite au mode en *Série-continue*. La gamme des intermédiaires est presque complète dans le croisement *C. populifolius* $\times$ *C. salvifolius*, considéré au point de vue de la configuration foliaire ; elle est vraiment entière dans le croisement *C. albidus* $\times$ *C. polymorphus* considéré au même point de vue.

Ces divers croisements de Cistes présentent donc tous les degrés ; mais on ne s'en rend évidemment bien compte qu'en les comparant entre eux. Examinés isolément, en effet, les deux premiers ne rappellent pas le Mode en *Série-continue* d'une manière frappante, tandis que le dernier est, sans discussion, ce mode lui-même. Dès lors on conviendra qu'entre les cas où existent l'une des deux formes extrêmes avec quelques formes intermédiaires et le cas où n'existent qu'une forme extrême avec une forme intermédiaire, il n'y a certainement pas une grande distance. Si nous nous souvenons, en outre, que les Souris jaune foncé de la première génération produisent, non seulement des individus semblables, mais aussi d'autres d'une teinte intermédiaire entre le gris et le jaune foncé, nous ne trouverons plus aussi surprenant de ramener le comportement des Souris C au mode en *Série-continue*. Nous savons, d'ailleurs, que les divers modes héréditaires ne constituent pas des catégories tranchées et que, dans une même lignée, dans les diverses portées d'un même couple, se rencontrent le mode *Pisum*,

(1) M. GARD. La loi d'uniformité des hybrides de première génération est-elle absolue ? *IV^e Conférence internationale de Génétique*, 1911 (1913).

le mode *Zea*, le mode en *Série continue* : tous les passages existent également, quand on compare divers organismes, entre le mode *Pisum* et le mode en *Série-continue*.

Cette constatation nous rapproche-t-elle d'une interprétation relative au mécanisme du phénomène ? Tant que les croisements ne révèlent que deux formes, l'hypothèse de BATESON, consistant à admettre deux sortes de gamètes, semble plausible au premier abord. Mais dès qu'il s'agit d'une véritable série continue, il devient impossible d'admettre une infinie multiplicité de gamètes ou de facteurs. L'hypothèse, en effet, n'expliquerait nullement les phénomènes observés à la première génération. PLATE⁽¹⁾, cependant, l'adopte et la développe : les divers facteurs correspondraient, pense-t-il, à autant de degrés des caractères considérés ; ils se mélangeraient dans des proportions diverses, et l'aspect morphologique dépendrait du nombre relatif de chacun d'eux. Pour qu'il en fût ainsi, il faudrait également admettre que chacun des gamètes des individus de race pure ne renferme qu'une partie des facteurs du caractère, et l'on ne voit pas bien pourquoi les uns en renfermeraient moins que les autres. La gamétogenèse peut évidemment déterminer la répartition de parties différentes entre des gamètes distincts ; dans le cas où le nombre de ces parties serait impair, on comprendrait que quelques gamètes aient un « facteur » de moins que les autres ; mais il est inadmissible que la gamétogenèse entraîne une répartition telle que le nombre des parties varie de 1 à 10, par exemple, d'un gamète à l'autre. Tous les gamètes d'un organisme de race pure renferment, en principe, le même nombre de parties, et, si l'on accouple deux individus de races différentes, les parties de chacun d'eux sont nécessairement réunies. Par suite, ou bien les unes dominent les autres et tous les hybrides, semblables entre eux, ressemblent à l'un des parents, ce qui correspond au mode *Pisum* ; — ou aucun ne domine, et tous les hybrides, semblables entre eux, ont un aspect intermédiaire, ce qui correspond au mode *Zea*. Pour obtenir un résultat différent, il faut faire une autre hypothèse, il faut admettre l'intervention d'un « facteur » nouveau qui modifie la dominance et la renverse par degrés, en passant d'une forme à l'autre.

(¹) PLATE, *Op. cit.*

C'est ce « facteur de dominance » dont DAVENPORT ⁽¹⁾ a senti la nécessité. Seulement, il a cru devoir le placer dans l'organisme et il a imaginé une potentialité variable de l'un des allélomorphes ; quand elle atteint 0, la dominance est renversée ; mais tous les degrés existent. Sous quelle influence cette potentialité varie-t-elle ? DAVENPORT néglige de le dire ; pourtant l'intervention d'un « facteur » agissant ne devrait pas empêcher de rechercher le déterminisme de l'action. Or, ce déterminisme n'apparaît, dans l'hypothèse de PLATE et dans celle de DAVENPORT, que comme tout à fait indéterminé, si l'on peut dire. La nature même du facteur serait, sans doute, d'avoir une action variée.

Pareille supposition sort, évidemment, du domaine scientifique. Qui dit changement dit interaction, et qui dit interaction dit aussitôt influence extérieure. Certes, la constitution des organismes soumis à ces influences importe au premier chef ; dans les mêmes conditions de milieu, tous les croisements ne donnent pas le mode en *Série-continue* ; mais ils ne donnent pas, non plus, le mode *Pisum* ou le mode *Zea*. Le même couple d'ailleurs, nous l'avons vu et nous y reviendrons, se comporte, à cet égard, de façons différentes suivant les portées ; ce fait seul, en ruinant toutes les hypothèses de facteurs multiples ou de potentialité variable, étaye très solidement l'idée de l'intervention des agents extérieurs. Il n'est donc pas nécessaire de supposer, chez les Souris de la lignée C, l'existence de deux sortes de gamètes, l'une correspondant à la Souris gris sauvage CGM, l'autre à la Souris jaune CG'M ; il suffit de dire que, la substance de ces Souris étant donnée, leurs gamètes mis en présence des gamètes de la Souris fauve se comportent de deux manières différentes et donnent deux résultats morphologiques distincts. Raconter ainsi les faits n'apporte, à coup sûr, aucune clarté nouvelle, mais, excluant toute hypothèse non fondée, évite les impossibilités auxquelles conduisent les diverses formules, comme nous l'avons vu précédemment. Ce dont nous sommes sûrs, c'est que, à en juger par les apparences, un certain nombre de gamètes gris et fauves, s'unissent entre eux d'une façon plus étroite qu'un certain

(1) DAVENPORT, Inheritance of characteristics in domestic fowl 1910, *Carnegie inst.*, n° 121.

nombre d'autres, puisqu'ils donnent des individus intermédiaires dont les produits ne se disjoignent pas régulièrement. Cela n'empêche pas les Souris C d'appartenir à une race pure, mais différant, par sa constitution, de la plupart des autres races sauvages.

2. Production de dominants par des récessifs

Si la question d'uniformité des hybrides nous a permis d'examiner la question du changement de dominance chez des individus d'une même génération, elle ne nous fournit aucune indication nouvelle sur le point de savoir si les individus récessifs sont ou non capables de produire des dominants. La question semble depuis longtemps tranchée, et c'est un dogme de la doctrine néo-mendélienne qu'un récessif se reproduit indéfiniment semblable à lui-même, car il ne renferme, sous aucune forme, le « facteur » dominant. Exprimant la pensée générale, MAC CURDY et CASTLE ⁽¹⁾ affirment que deux animaux récessifs n'ont jamais donné un dominant. Tous les auteurs l'affirment, également, d'une façon plus ou moins directe et l'inscrivent implicitement dans leurs formules.

Mais alors, pourquoi tout se passe-t-il parfois comme si la descendance des animaux récessifs comprenait des formes dominantes ? J'ai observé le phénomène d'une façon particulièrement nette chez une race nouvelle de Souris, qui est apparue dans mes élevages en 1913 et que j'ai nommée race *luxée* ⁽²⁾, en raison de l'apparence extérieure de ses membres postérieurs. En fait, ces Souris sont des hémimèles auxquels le tibia fait défaut est remplacé, tout au plus, par un tractus fibreux, tandis que le péroné, fortement épaissi, est incurvé. Il en résulte une attitude très spéciale de la jambe ; fléchie sur la cuisse, elle ne porte plus l'animal, qui marche alors sur l'extrémité distale du fémur. (Fig. 6 à 16).

(1) Handsford MAC CURDY et W.-E. CASTLE, Selection and Cross-breeding in relation to the inheritance of coat-pigments and coat-patterns in Rats and Guinea pigs, *Carn. Inst.*, 1907.

(2) Etienne RABAUD, Sur une anomalie héréditaire du membre postérieur chez les Souris, *C. R. Soc. biol.*, 1914. L'étude anatomique et physiologique de ces hémimèles, faite par M. HOVELACQUE, paraîtra incessamment.

Les premiers individus « luxés » sont apparus dans la descendance de deux couples de l'une de mes lignées, à la 3^e génération et dans les proportions suivantes : 2 individus sur 7 dans un cas, 4 sur 11 dans un autre et 2 sur 5 dans le 3^e. Trois autres couples de la même génération n'en ont point fourni, et aucun



Fig. 6. — Souris normale pour montrer l'attitude des pattes postérieures.

n'est apparu dans la descendance d'un troisième couple de la même lignée.

Accouplées entre elles ces Souris luxées n'ont, tout d'abord, donné que des luxées ; accouplées avec des normales de provenances diverses, étrangères ou non à la lignée, elles se comportent comme franchement récessives et la disjonction a lieu, le plus souvent, dans les proportions de 3 normales pour 1 luxée. Ces constatations permettaient de penser que l'anomalie nou-

velle suivait les règles mendéliennes, et c'est dans ce sens que je concluais ma note préliminaire. Uniquement préoccupé, dès lors, de les conserver en vue de recherches embryologiques, je cessai de suivre attentivement ces luxées, les confiant aux soins de GATELLIER. Celui-ci crut remarquer, au bout de quelques mois, qu'un couple luxé avait donné naissance à un individu entièrement normal. Ce couple fut immédiatement mis en observation, ainsi que tous les autres couples semblables. La remarque de GATELLIER se trouvait exacte : le premier cas fut aussitôt suivi d'un second, et j'obtins bientôt 17 individus morphologiquement normaux, nés de 8 couples récessifs. Si l'on note que ma lignée anormale comprend plus de 80 couples ayant produit ensemble un nombre considérable d'individus, on se rendra compte que ce chiffre de 17 est extrêmement faible. Pour chaque couple considéré à part, la proportion est tout à fait quelconque : 2 sur 8, 1 sur 8, 2 sur 18, 2 sur 18, 3 sur 8, 1 sur 1, 2 sur 17, 5 sur 14. Tous les individus appartiennent à la 8^e, 9^e ou 10^e génération.

Ces individus d'apparence normale donnent des normaux et des luxés dans la proportion de 3 à 1 ou 1 à 1, suivant qu'ils sont accouplés avec d'autres normaux, de même origine ou avec des luxés ; ils se comportent donc encore comme dominants, ce qui souligne l'importance du phénomène.

Mais celui-ci est plus complexe encore. Outre leurs descendants normaux les couples luxés donnent des descendants sans tibia d'un côté et avec tibia de l'autre. J'en ai obtenu 9, les uns provenant de couples qui n'ont fourni aucun individu entièrement normal, et les autres de couples qui ont fourni à la fois des normaux, et des unilatéraux. Les proportions sont 1 sur 8, 6 sur 16, 1 sur 10, 1 sur 2, 4 sur 21. Trois autres unilatéraux sont nés d'un couple *luxé* $\times$ *normal hybride*.

Le comportement héréditaire de ces unilatéraux est assez complexe. Accouplés avec des normaux, ils paraissent récessifs, comme les luxés bilatéraux ; vis-à-vis de ces derniers, ils n'ont qu'une récessivité relative ; enfin, accouplés entre eux ou avec des bilatéraux, ils donnent des unilatéraux, des bilatéraux et des normaux (1 sur 16 dans un cas et 2 sur 10 dans un autre). En somme, ils ont toutes les allures d'intermédiaires, non pas stables, mais persistants, avec cette différence qu'ils provien-

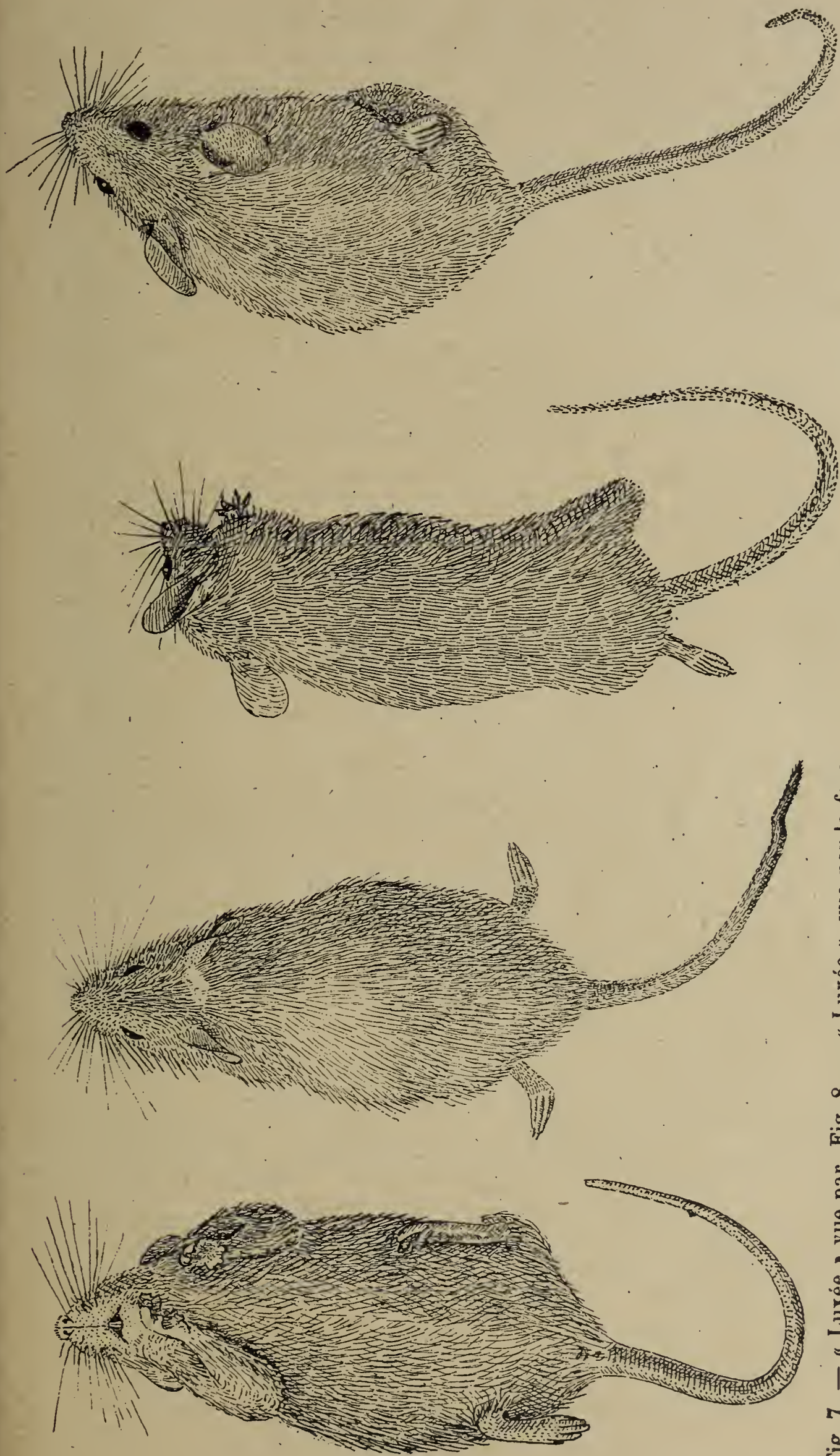


Fig. 7. — « Luxée » vue par la face ventrale.
Fig. 8. — « Luxée » vue par la face dorsale.

Fig. 9. — « Luxée » vue de profil. Fig. 10. — « Luxée » vue de 3/4.

nent directement de récessifs et non pas de couples *normaux* $\times$ *anormaux*.

L'interprétation de ces faits ne peut être tentée que si l'on possède quelques données sur l'origine des luxées. S'agirait-il d'un « facteur » préexistant chez l'une des Souris souche de la lignée et rencontrant son complémentaire chez l'autre ? Mais, en ce cas, les luxées seraient apparues dès la première génération issue du croisement de la Souris sauvage avec l'albinos ; elles seraient apparues chez tous les individus de cette génération, si l'on suppose que tous les gamètes de chacun des parents étaient semblables, — chez un grand nombre, si l'on admet l'hypothèse contraire. Remarquons, en effet, que la lignée qui fournit les luxées dérive d'un seul couple *sauvage* $\times$ *albinos* ; si la luxation résulte de l'union de « facteurs complémentaires », chacun de ceux-ci existe forcément chez l'un des composants de ce couple. On ne peut donc pas supposer ici, comme le fait L. CUÉNOT pour les Souris valseuses, que quelques individus possèdent héréditairement l'un ou l'autre des « facteurs » et que leur rencontre dépend du hasard des accouplements. Tous les individus de ma lignée, descendant d'un couple commun, ne peuvent tenir les « facteurs » que de ce couple. La relation n'est donc pas là ⁽¹⁾.

Admettons-nous que chacun des parents possède un facteur récessif l dominé par un facteur N ? Mais alors, le croisement $Nl \times Nl$ donnerait $NNll$ en F_1 et les luxées auraient dû apparaître dès F_2 , dans la proportion de 1 à 3.

Il faudrait aller plus loin dans l'hypothèse et supposer que l'état normal des pattes dépend de deux facteurs N au moins, et que chaque parent possédait l'un des deux facteurs avec l'un des deux allélomorphes, suivant les formules N_1l_2 , N_2l_1 . Les hybrides de première génération auraient alors la formule $N_1N_2l_1l_2$; ils donneraient, en F_2 , 1 seul anormal l_1l_2 et 15 normaux de constitutions variées. De ceux-ci, neuf pourraient produire, à la

(1) Les portées de luxées ne renferment jamais qu'un petit nombre de descendants. La fertilité est assez limitée et la fécondité réduite, la période de reproduction cessant de très bonne heure.

(2) Je ne crois pas qu'elle y soit davantage dans le cas des « valseuses » et pour la même raison. J'ai eu, en effet, des valseuses dans mes élevages et toutes mes lignées provenaient rigoureusement d'un couple initial, particulier à chacune d'elles.

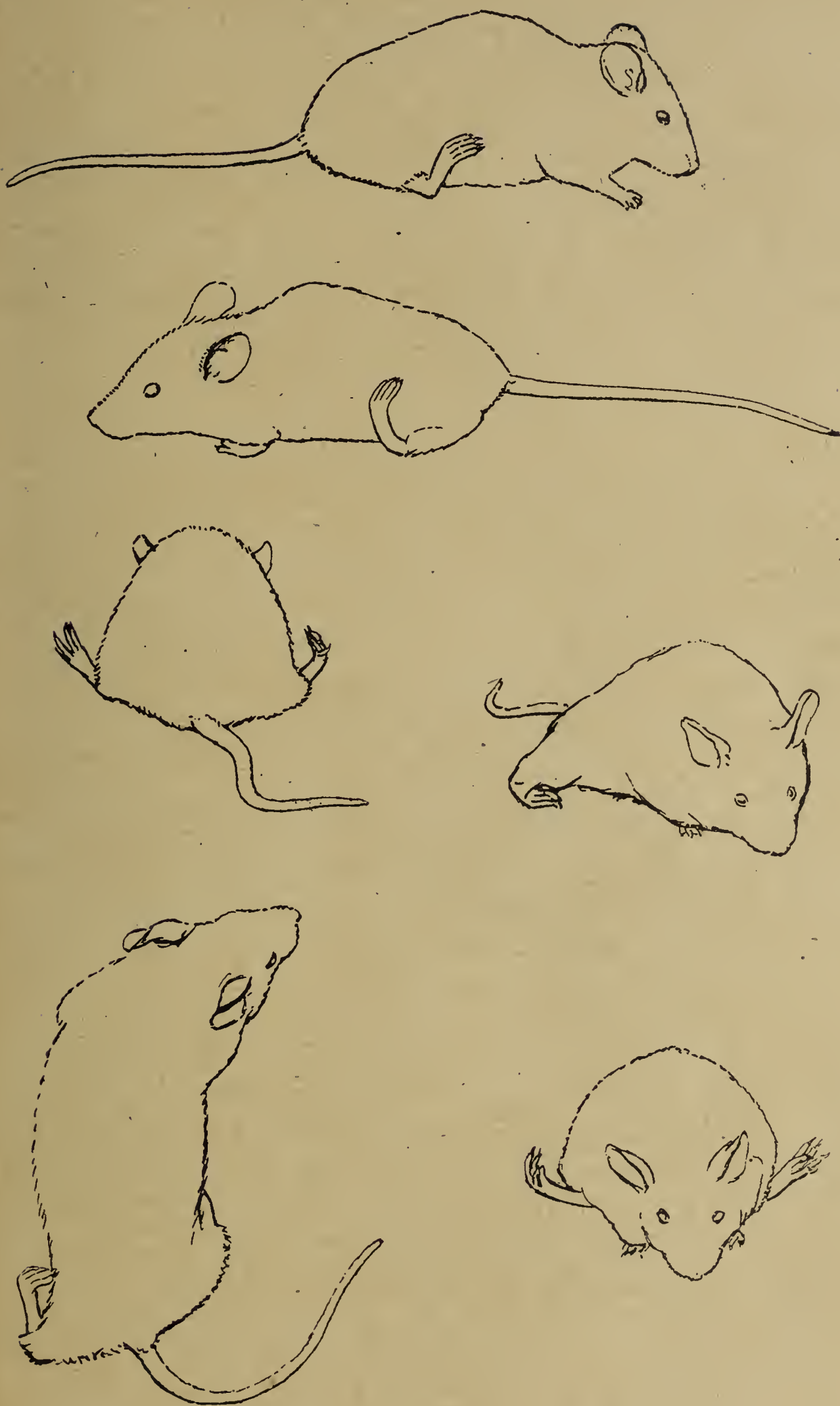


Fig. 11 à 16. — Diverses attitudes des Souris « luxées ».

troisième génération, des luxées dans la proportion de 2 à 3, — trois dans la proportion de 1 à 1, — et un dans la proportion de 1 à 15. Les résultats numériques que j'ai obtenus ne contredisent ni n'appuient cette hypothèse. L'absence d'anormales en F_2 s'expliquerait fort bien en admettant que, sur la faible quantité des individus de cette génération, la combinaison l_1l_2 , qui se produit 1 fois sur 16, ne s'est pas produite. A vrai dire, la supposition est un peu forcée. On ne peut pourtant pas aller plus loin et penser que l'état normal dépend de trois facteurs $N_1N_2N_3$ dont la combinaison avec leurs antagonistes $l_1l_2l_3$ ne donnent en F_2 qu'une seule luxée sur 64.

Cette interprétation par les facteurs multiples ne tient pas. Elle repose, on le sait, sur une succession d'hypothèses dont aucune ne découle nécessairement des faits. Si, dans le cas particulier, les proportions numériques n'ont de signification ni pour ni contre, l'absence de luxées dans une partie de la lignée a certainement, au contraire, une signification précise. Toute la première génération, en effet, renferme exclusivement des individus hybrides de même formule; accouplés entre eux, ces hybrides doivent donc tous donner des luxées, sinon en F_2 , du moins en F_3 . Or la descendance de l'un des couples, suivie pendant plus de 10 générations n'en renferme aucun: ce serait vraiment une chance singulière que *tous* les accouplements faits avec les membres de ces générations eussent précisément réuni des individus ne renfermant que les facteurs N alors que ces individus N_1N_2 ne se produisent, théoriquement, à la deuxième génération, que dans la proportion de $1/16^e$.

Une objection également grave va contre l'existence même de ces facteurs multiples et de leurs allélomorphes. Si, dans certains cas, ils paraissent rendre compte des faits et permettent d'incorporer dans la règle de la ségrégation des résultats qui lui échappent, ici ces « facteurs » ne procurent pas cet avantage, et ont toutes les apparences d'une hypothèse entièrement gratuite. Si, en effet, l'état normal des pattes dépend d'un ou de plusieurs facteurs N , toutes les Souris se ressemblent nécessairement à cet égard, toutes possèdent ces facteurs N et beaucoup d'entre elles possèdent aussi les allélomorphes l ; les unes répondront donc à la formule générale Nl et les autres à la formule NN . Dans ces conditions, des luxées n'auraient pas

manqué de se produire à diverses reprises, et les expérimentateurs n'auraient pas manqué de les signaler. Or, depuis que l'on croise des Souris de toutes formules, les Souris luxées n'ont pas été décrites, que je sache. Cela prouverait, en tout cas, l'extrême rareté des produits anormaux ; et cette rareté ne devrait pas être, s'il suffisait d'apparier quelques Souris de provenances variées pour aboutir rapidement à mettre ensemble les formules d'où se dégagent les luxées : $NN \times Nl$ ou $Nl \times Nl$. les chances de rencontre de deux Souris entièrement normales $NN \times NN$ sont dans le rapport de 1 à 3, si l'on admet comme vraisemblable une égale quantité d'individus porteurs de chacune des deux formules.

L'hypothèse des facteurs multiples ne rend donc pas mieux compte des faits que celle des facteurs complémentaires. Une autre se présente alors, celle d'une variation survenue chez quelques individus, et sans rapport génétique avec une disposition ancestrale comparable de la Souris. Cette hypothèse, du moins, ne soulève aucune objection de principe, et ne serait-ce que par élimination, elle s'impose forcément. En la circonstance, l'origine d'une pareille variation ne peut être cherchée ailleurs que dans l'amphimixie. Bien que mes élevages n'aient subi, de mon chef, aucun changement appréciable depuis 1909, il faut bien admettre, nous l'avons vu, que des influences momentanées, qui échappent à l'observation, entrent en jeu et, directement ou non, exercent leur action, sur les gamètes, entraînant un changement au moment de la fécondation.

La variation, dans tous les cas, est héréditaire et récessive. Dès lors, il faut expliquer comment des individus récessifs et anormaux produisent des individus dominants et normaux ou à moitié normaux, ce qui revient au même du point de vue général.

Pour fournir cette explication, il est trop facile d'incriminer un contrôle insuffisant des élevages, comme le fait PLATE à propos de *Melasoma scripta*. Cette espèce de Coléoptère, étudiée par MAC CRACKEN ⁽¹⁾, se présente avec trois systèmes de

(1) PLATE. *Op. cit.*, p. 202.

coloration différents, l'un avec des élytres jaunes maculées de noir, l'autre avec des élytres noires et une troisième, plus rare, entièrement noire. Celle-ci, récessive par rapport aux deux précédentes, donne parfois naissance à des individus de la seconde forme. MAC CRACKEN n'aurait pas suivi, paraît-il la descendance d'un seul couple, mais aurait élevé en commun plusieurs couples de la même forme ; dans ces conditions, prétend PLATE, il se serait glissé dans le nombre quelques individus de la forme dominante, chez lesquels la coloration rouge du corselet était dissimulée par l'action d'une « influence somatique ». Pareil argument pourra toujours être soutenu : quand même MAC CRACKEN aurait isolé les *Melasoma* couple par couple, il n'en aurait pas mieux vu une coloration absente, quelle que fut, d'ailleurs, la cause de son absence. L'argument de PLATE n'est qu'une argutie sans valeur et qui, transposée au cas des Souris luxées, deviendrait tout à fait ridicule. Il faudrait dire, en effet, que les couples luxés donnant des normaux étaient, en réalité, des couples normaux superficiellement modifiés. Insister serait pénible.

LES VUES de DAVENPORT sur la variabilité de la dominance ⁽¹⁾, admises par CASTLE ⁽²⁾, dont j'ai déjà parlé, n'apportent aucun secours : dire qu'un facteur possède une capacité de dominance variable au point de tomber à 0 n'a pas plus de sens pour les Souris luxées que pour la panachure.

Avec la théorie de BATESON, *présence* $\times$ *absence*, l'explication du phénomène qui nous occupe est impossible. La luxation correspondrait à la perte du ou des facteurs normaux, et dès lors les Souris luxées ne pourraient récupérer ce facteur tant qu'elles sont accouplées entre elles, tous les gamètes étant constamment purs de tout mélange. Toutefois, certains faits de dominance imparfaite ont conduit BATESON à se demander si des fragments de « facteurs » dominants ne demeureraient pas, accidentellement, dans les gamètes récessifs. Cette hypothèse, évidemment fort raisonnable, et d'ailleurs repoussée par MORGAN ⁽³⁾, ne s'applique pas ici, car il ne s'agit pas de dominance incomplète, mais d'un renversement complet de la dominance. Le principe

⁽¹⁾ DAVENPORT. 1910. *Op. cit.*

⁽²⁾ CASTLE. 1913. *Op. cit.*

⁽³⁾ MORGAN, STURTEVANT, etc. *Op. cit.*

de l'impureté des gamètes ⁽¹⁾ est, du reste une concession grave qu'il convient de retenir. PLATE ⁽²⁾ la reprend sous une forme différente pour expliquer le changement de dominance. Il suppose que la propriété dominante est produite, à l'ordinaire, par un très grand nombre de particules (100 pour fixer les termes) faisant bloc dans un gamète ; 10 de ces particules pourraient être enfermées dans un gamète récessif, mais y demeureraient généralement inactives. Si l'on admet que ces 10 particules peuvent se multiplier, on comprend aussitôt qu'elles parviennent à constituer un individu hétérozygote. Reste à savoir sous quelle influence ces particules inactives deviennent actives et se multiplient. Quelle que soit, du reste, cette influence, l'explication n'explique vraiment rien ; l'hypothèse des particules ne repose sur aucun fondement, sinon sur la nécessité de soutenir une autre hypothèse, le passage de particules dominantes dans le gamète récessif. Mais celle-ci même ne résout pas la question, puisqu'il faut encore trouver la cause qui provoquerait le développement des particules, c'est-à-dire la cause du renversement de dominance.

PLATE lui-même, d'ailleurs, propose une autre solution. Prenant pour base la distinction faite par MORGAN entre *latence* et *récessivité* ⁽³⁾, il suppose que le facteur dominant passe soudain à l'état latent et laisse alors apparaître le facteur récessif dont ainsi se manifesterait l'activité. PLATE marque ses préférences pour cette « explication » ⁽⁴⁾ ; elle lui paraît plus physiologique que toute autre, et il l'applique à tous les cas où les formes récessives produisent quelques dominantes (*Mirabilis* de CORRENS ; *Faba* de FRUWIRTH). Pour lui, ces divers organismes appartiennent à la catégorie des « races intermédiaires » de DE VRIES ; il invoque les conditions extérieures, la qualité de la nourriture, sans fournir, et ne pouvant le faire, aucune indication qui satisfasse l'esprit. On verra difficilement, je pense, dans cette manière de raconter les faits, autre chose que des mots

⁽¹⁾ Ce mode d'impureté diffère de celui qu'admet MORGAN en 1905 (The assumed purity of the germ cells in Mendelian results, *Science*) pour le cas des Souris jaunes où l'impureté se confond avec la « latence ».

⁽²⁾ *Op. cit.*, p. 203

⁽³⁾ T. H. MORGAN. *Op. cit. Science*, 1905.

⁽⁴⁾ « Ich persönlich halte die letztere für annehmbarer, weil der Begriff der Latenz in der Physiologie allgemein eingebürgert ist ». *Op. cit.*, p. 264.

sans réalité correspondante. La question demeure intacte, car la distinction entre latence et récessivité ne suggère aucune hypothèse utile sur l'essence du phénomène, rien qui laisse entrevoir un phénomène concevable.

Reste à envisager une dernière hypothèse faite par BONHOTE⁽¹⁾, à propos du cas particulier des Pigeons palmés récessifs (*web-foot*) qui donnent parfois, accouplés entre eux, des normaux. L'hypothèse, application du système de BATESON⁽²⁾, consiste à imaginer deux « facteurs d'arrêt », **H** et **H'**. Agissant ensemble, ils empêcheraient le facteur dominant **w** de dominer et supprimeraient, par suite, l'état palmé ; isolés, ces facteurs seraient sans action sur le facteur **w** et laisseraient apparaître l'état palmé. Cette hypothèse en implique une autre : l'existence de deux lignées distinctes de Pigeons palmés possédant respectivement les formules **wHh'** et **wH'h**. Chacune séparément donnerait des récessifs purs, puisqu'elle ne renfermerait qu'un seul facteur d'arrêt ; appariées, elles donneraient des normaux grâce à l'union de **H** et de **H'**.

$$wHh' \times wH'h = wwHH'hh' = N.$$

Ce n'est qu'une manière un peu compliquée de traduire l'idée de latence : elle revient à appeler « facteur d'arrêt » l'influence inconnue qui détermine la production de dominants par des récessifs. La formule ne possède évidemment aucune valeur explicative. En posséderait-elle une, d'ailleurs, qu'elle ne s'appliquerait pas aux Souris luxées, ou ne s'y appliquerait qu'en admettant, pour elles aussi, l'existence de deux lignées distinctes.

Je ne sais ce que vaut cette dernière hypothèse en regard des Pigeons palmés ; en regard des Souris luxées, elle est contraire à l'évidence. Non seulement ces Souris appartiennent originellement à une même lignée, mais encore elles ont été constamment accouplées entre frères et sœurs ou entre ascendants et descendants immédiats. Supposer que, dans ces conditions, il existe deux absences latentes du tibia osseux, différant par un facteur inhibiteur, reviendrait à accumuler les hypo-

(¹) L. BONHOTE, On the inheritance of the webfoot character in Pigeons. *Proc. Zool. Soc. London*, 1911.

(²) V. p. 32.

thèses contre toute vraisemblance. Au surplus, il faudrait encore que l'inhibition put n'être que partiellement efficace puisque parfois surviennent des individus normaux d'un côté et anormaux de l'autre.

Cette complication simpliste est manifestement étrangère au domaine scientifique. Elle repose d'ailleurs sur un postulat insoutenable. On remarquera, en effet, que, d'après la formule de BONHOTE, l'état normal des pieds de Pigeons résulte de la suppression de l'état palmé. Pour appliquer semblable formule aux Souris luxées, il faudrait donc dire que l'état normal des pattes résulte de la suppression de l'absence du tibia osseux. Or, l'état palmé n'est pas la seule anomalie dont les pieds puissent être le siège, de même que l'absence du tibia n'est pas la seule anomalie dont les os de la jambe puissent être frappés. La suppression de l'état palmé coïncide aussi bien avec la polydactylie, l'ectrodactylie, les syndactylies diverses, avec la disparition du péroné, la torsion ou la plicature des os. Et, par suite, l'état normal d'une partie résulterait de l'absence d'un très grand nombre de facteurs anormaux capables de modifier cette partie, ce qui reviendrait à dire qu'une constitution déterminée est un fait négatif, conclusion logique qui démontre l'absurdité de la formule de BONHOTE ⁽¹⁾.

Ayant ainsi éliminé les diverses explications proposées pour les cas comparables à celui des Souris luxées, en trouverons-nous une nouvelle qui puisse rendre compte du renversement de dominance qui nous occupe ? Il est clair que tous les « facteurs » que nous pourrions imaginer exprimeront simplement, avec une fausse précision, un *changement de constitution*. Cette dernière expression est assurément vague ; c'est cependant la seule que nous soyons en droit d'employer. Et dès lors, nous voici ramenés à admettre, pour la production des normales par des luxées, l'hypothèse adoptée pour la production des luxées par

(1) On pourrait simplement supposer que le facteur **N**, déterminant la patte normale, est inhibé par un facteur d'arrêt **K**, hypothèse parallèle à celle que fait BARESON pour les Bovidés sans cornes. La luxation proviendrait alors de l'introduction du facteur **K** dans la constitution de la Souris, introduction récente et propre à mes élevages : la question revient donc à chercher l'origine de ce facteur, c'est-à-dire, encore, l'origine de la luxation. Je passe, au surplus, sur les difficultés que soulèvent les formules dans cette hypothèse.

des normales. Son principal mérite est d'orienter la recherche dans la seule direction possible, en dehors de toutes les formules qui prétendent enfermer les phénomènes dans des cadres étroits. De même que l'apparition de luxées découle, suivant toute vraisemblance, de l'action réciproque des gamètes, de même la production des normales par ces luxées dépend de cette interaction. Par là il faut entendre, non pas la mise en jeu de facteurs imaginaires, mais une interaction d'ordre physico-chimique, capable d'apporter des modifications dans la constitution ou les échanges des substances qui forment les gamètes. Bien que nos connaissances sur la constitution physique et chimique des divers sarcodés manquent tout à fait de précision, les quelques indications que nous possédons permettent, néanmoins, d'entrevoir un très grand nombre de possibilités. Tous les faits de polymérisation, d'isomérisation, tous les changements quantitatifs des colloïdes protéiques et autres, leur répartition relative, donnent à la variation un très vaste champ. Pour que celle-ci se produise, le fait de la fécondation ne suffit évidemment pas, surtout lorsqu'il s'agit d'organismes appartenant à la même lignée et dont l'accouplement ne donne, dans les conditions habituelles, aucune disposition morphologique nouvelle ; il faut encore que les gamètes qui entrent en contact subissent ou aient subi une modification dont rien ne permet de préciser *a priori* la nature, ni de limiter l'importance. Tout conduit à penser que l'état anatomique désigné sous le nom de « luxation » dérive d'une sorte de réaction en quelque mesure réversible, qui reproduit, sous certaines conditions, l'état anatomique que nous appelons normal. La réversibilité est cependant plus apparente que réelle ou, du moins, elle n'est pas complète, car les Souris « normales » issues de luxées réalisent un état nouveau ; elles sont hybrides et donnent, accouplées entre elles, des normales vraies et des luxées. Je ne sais, ni ne puis savoir quelle est cette réaction ; mais les variations de dominance en fonction du milieu appartiennent au domaine des faits ; il est donc pour le moins inutile d'aller chercher ailleurs une solution qui n'a de précision que dans les mots. L'étude des Souris luxées le montre avec une particulière clarté, parce que nous assistons à leur histoire complète, à partir de leur apparition même.

3. Les Souris blanchissantes et la dominance transitoire

La question du renversement de la dominance se pose sous une autre forme avec les Souris blanchissantes. Ce sont des Souris grises issues d'un croisement *gris* $\times$ *albinos*, chez lesquelles, au bout de quelques mois, la coloration grise fait partiellement place à la coloration blanche. Le gris, qui domine au début d'une façon complète, devient donc en partie récessif et ne domine que d'une façon transitoire.

Le phénomène a été signalé pour la première fois par A. GIARD, à propos des hybrides de Chardonneret (*Fringilla carduelis* L.) et du Serin (*F. canaria* L.) ⁽¹⁾. « Les jeunes Oiseaux provenant de cette union ont constamment, jusqu'à la première mue, un plumage identique à celui des jeunes Chardonnerets (*grisets*) et cela quelle qu'ait été la couleur de la Serine mère (verte, panachée, isabelle ou même albine). Cette livrée du jeune âge est tellement dominante qu'il serait impossible, avant la première mue, de distinguer un de ces mulets d'avec un jeune Chardonneret. Et cependant, chez le Serin domestique, les petits sont, dès le premier plumage, déjà très diversement colorés et laissent nettement entrevoir la parure qu'ils auront à l'état adulte ». GIARD remarque encore que d'autres hybrides présentent un phénomène analogue et cite les chenilles issues du croisement du Bombyx de l'Ailante (*Samia cynthia* DRURY) avec le Bombyx du Ricin (*S. arrisidia* M. Edw), qui ont d'abord la livrée de la chenille de l'Ailante et prennent celle de la chenille du Ricin après les premières mues.

Les observations que j'ai faites sur les Souris blanchissantes sont exactement de même ordre, avec cette simple différence que la coloration grise ne disparaît pas entièrement avec l'âge. La dépigmentation débute, vers le septième mois, par l'extrémité du museau, puis gagne progressivement, et assez vite, en arrière, envahit la tête, le cou et la moitié antérieure de la région dorsale. Elle s'arrête là. Les poils, à vrai dire, ne deviennent pas d'un blanc pur, mais prennent une teinte

⁽¹⁾ A. GIARD. Caractères dominants transitoires chez certains hybrides. *C. R. Soc. biol.*, 1913, et *Œuvres diverses*, t. I, p. 203.

argentée très accentuée. J'ai constaté le phénomène, pour la première fois, chez quatre individus, nés d'un même couple initial, appartenant à des générations différentes et ne descendant pas les uns des autres. Le processus est, en outre, héréditaire, seulement il semble limité au sexe mâle ; aucune des femelles de la même lignée n'a subi la décoloration partielle du pelage.

L'âge auquel apparaît cette décoloration ne permet pas de l'attribuer à un simple effet de sénilité. Une Souris de 7 mois est une Souris jeune ; toutes celles que j'ai observées, du reste, étaient en pleine activité génitale.

On ne peut davantage l'attribuer au confinement, et pour des raisons tout à fait analogues, à moins de supposer que le confinement engendre la dépigmentation chez des organismes déterminés, appartenant au sexe mâle, et chez certains mâles seulement d'une seule lignée provenant d'un croisement *gris* $\times$ *albinos*.

PLATE explique ces cas par un « changement de valence » des facteurs. Lui-même a observé des Souris blanchissantes, essentiellement comparables, sans doute, aux miennes, sauf que le changement de teinte commence dans la première moitié de la 2^e année, devient beaucoup plus complet et ne paraît pas limité à un sexe. PLATE rapproche ces faits de l'observation de LANG ⁽¹⁾ relative au croisement de la variété jaune d'*Helix hortensis* avec la variété rouge d'*H. nemoralis* ; le jaune domine d'abord et le rouge apparaît secondairement. Mais PLATE généralise ses comparaisons jusqu'à l'hermaphrodisme successif, sous prétexte que le sexe ♂ et le sexe ♀ sont allélomorphes. C'est aller peut-être un peu loin. Au surplus, la multiplicité et la diversité des cas ne facilitent ni ne gênent l'interprétation. Et, à vrai dire, on ne nous en fournit aucune. Le « changement de valence » admis par PLATE se confond avec les « différences de potentialité » de DAVENPORT et n'apprend rien sur la cause du « changement », qui est toute la question.

En fait, nous assistons à un phénomène du plus grand intérêt, et qui montre la complexité des rapports des gamètes entre eux. Que ce soient les caractères récessifs qui apparaissent

⁽¹⁾ A. LANG. Ueber die Bastarde von *Helix hortensis* Muller und *Helix nemoralis* L. Eine Untersuchung zur experimentellen Vererbungslehre, Jena 1908.

d'abord et cèdent ensuite la place aux dominants, ou que les dominants s'effacent devant les récessifs, l'important est que le changement se produit exclusivement, pour les Souris blanchissantes, dans la descendance d'un couple *blanc* $\times$ *gris* et, pour les *Helix* dans la descendance d'un couple *jaune* $\times$ *rouge*. La substance des deux gamètes prédomine donc successivement au cours de la vie individuelle. Toutefois, il ne suffit pas de procéder à des croisements morphologiquement comparables pour obtenir ce résultat. Tous les accouplements *blanc* $\times$ *gris* n'ont pas les mêmes conséquences, puisque, dans le plus grand nombre d'entre eux, la dominance est acquise dans un sens ou dans l'autre dès le début, et ne se modifie pas. La qualité des substances qui entrent en contact joue donc un rôle essentiel. Dans le cas des hybrides *Chardonneret* $\times$ *Serin* ou *Bombyx de l'Ailante* $\times$ *Bombyx du Ricin*, nous ne pouvons rien voir en dehors de la constitution héréditaire des organismes. Mais dans le cas des Souris, nous sommes conduits à admettre une variation de très récente origine, puisque le changement n'a lieu que chez un petit nombre d'individus appartenant à une lignée fort nombreuse. Il ne sert donc de rien de parler de modification de valence sous l'action du milieu; il faut préciser que les influences extérieures provoquent une variation de la substance des gamètes qui se répercute au delà de l'ontogenèse stricte sur l'évolution entière de l'individu. Ce sont toutes les interactions des diverses parties de l'organisme, toutes les corrélations physiologiques qui évoluent d'une certaine manière en fonction d'une constitution donnée, récemment acquise, et des influences actuelles. Mais ce qu'il y a de nouveau, dans ce processus, ce n'est pas l'évolution individuelle postembryonnaire, c'est le mode de cette évolution. Tout individu, quel qu'il soit, change sans cesse à partir du moment où existe l'œuf dont il provient. Le changement se traduit par des particularités diverses; chez les Souris blanchissantes, la dépigmentation est l'une de ces particularités, celle qui nous frappe le plus et attire; en conséquence, notre attention. Nous avons donc affaire à une variation tout à fait caractérisée; qui porte sur le mode de succession des systèmes d'échanges des Souris avec l'extérieur, par suite d'une modification foncière de la constitution de ces Souris. Le fait que le sexe mâle semble seul intéressé n'intervient pas directement ici; nous l'examinerons ailleurs.

CHAPITRE IV

LA DOMINANCE ET L'HÉRÉDITÉ POLYMORPHE

1. La dépigmentation caudale

La question de la dominance se présente encore sous un autre aspect dans le cas des Souris caractérisées par la dépigmentation de l'extrémité caudale. ALLEN, nous l'avons vu, signale que ce mode de panachure apparaît chez les Souris sauvages et serait héréditaire. Je l'ai obtenu, pour ma part, dans la descendance de couples *blanc* $\times$ *gris*, et dans des conditions telles que l'accouplement devait en être rendu responsable, comme je l'ai indiqué plus haut.

Je me suis attaché à suivre ses manifestations héréditaires et j'ai pu constater, tout d'abord, qu'elle se perpétue effectivement dans la suite des générations. Mais elle ne se perpétue pas suivant un mode simple.

Au point de vue de la disposition morphologique, aucune difficulté n'existe ; la distribution du pigment reste intégralement le même chez les divers individus descendant les uns des autres ; chez tous, la dépigmentation intéresse l'extrémité de la queue. De loin en loin, quelques individus portent, en outre, une tache blanche sous le ventre ; il ne s'agit pas d'un changement de localisation, la panachure ventrale s'ajoute à la panachure caudale, sans qu'il paraisse y avoir de relation nécessaire entre l'existence de l'une et l'apparition de l'autre. Les variations de la longueur du segment dépigmenté sont assez importantes : chez certains individus, la toute extrémité seule porte quelques poils blancs ; chez certains autres, au contraire, les poils blancs occupent un segment long de 2 centimètres ; entre les deux se placent tous les intermédiaires imaginables.

Les premiers individus caractérisés par cette panachure sont apparus dès la deuxième génération d'un croisement *gris* $\times$

albinos. Il s'agit d'individus isolés au milieu d'un grand nombre d'autres entièrement gris. Par exemple, le couple V donne 36 petits en 8 portées, dont un seul a l'extrémité caudale dépigmentée; bien d'autres couples de même origine ne donnent que des Souris grises. Il en est également ainsi pour le couple XVI (F_3) qui donne un seul petit à panachure caudale sur un ensemble de 13 gris contrôlés (11 petits prématurément décédés n'ont pu être examinés avec précision). Le couple XL (F_3) sur 31 gris en 17 portées donne 4 Souriceaux à dépigmentation caudale.

Parfois, les générations uniformes issues de ces couples donnent, en nombre variable, des individus dépigmentés. Ainsi, tandis que la descendance uniforme (F_3) du couple V ne donne que des uniformes (F_4), quelques-uns de ceux-ci donnent des panachures caudales (F_5). Le couple XI, pour préciser, formé de deux individus gris issus de V donne le couple LXXIX, d'où naissent exclusivement des gris en 7 portées (9 morts, également gris, mais non examinés quant à la panachure) dont 6 panachés.

L'apparition de ces individus panachés a donc lieu dans la lignée à l'une ou l'autre des générations — sans qu'il soit nécessaire de renouveler l'accouplement *gris* $\times$ *albinos* — et aussi bien aux dépens de couples hybrides se disjoignant en blancs et gris, que de couples donnant des gris uniformes ou panachés.

Accouplés entre eux, ces panachés donnent *toujours* d'autres panachés, et en nombre tel que l'on ne puisse douter que la constitution de ces descendants, morphologiquement caractérisée par la panachure, ne soit la suite immédiate de celle des parents. Toutefois, les phénomènes ne sont pas simples et la continuité héréditaire se manifeste de diverses façons.

Le couple XXXIV, formé par une Souris uniforme et une panachée, toutes deux issues de XVI, donne 16 gris dont 3 panachés; deux de ces derniers forment le couple CIV qui donne 9 gris dont 7 panachés en 6 portées (14 souriceaux décédés n'ont pu être examinés).

Le couple XXXIV *bis*, panaché, de même origine, donne 20 gris en 6 portées dont 6 panachés seulement. Avec quatre d'entre eux, je forme deux couples (F_3), l'un donne en tout

35 petits gris, dont 4 panachés seulement, l'autre donne 21 petits gris dont 12 panachés. Deux de ces derniers forment un couple F_6 qui se disjoint en 12 gris, 5 blancs, 2 fauves : tous les gris, sauf 1, sont panachés.

Enfin, avec deux descendants uniformes de XXXIV *bis*, je constitue le couple CXC F_5 . En 5 portées, il donne 16 Souriceaux, tous gris dont 10 panachés, 2 uniformes et 4 mort-nés non contrôlés au point de vue panachure. Un couple panaché F_6 , issu de CXC, donne 8 petits gris vivants, en 4 portées, dont 3 uniformes et 5 panachés. Ces derniers forment un couple F_7 qui fournit 4 panachés en une seule et unique portée. Deux d'entre eux forment un couple F_8 qui donne 10 uniformes et 2 panachés.

Une autre série, appartenant également au couple VI, fournit encore des indications intéressantes. Le couple XL (F_3), gris uniforme, donne (outre des fauves et des albinos) 31 gris en 17 portées dont 4 panachés. J'accouple deux à deux ces derniers. Le couple XCVII produit 12 petits vivants (et 8 mort-nés) dont 5 gris tous panachés ; le couple XCVII *bis* donne 10 petits, dont 5 gris, tous panachés. Seul la descendance de ce couple a pu être suivie : un couple F_5 donne, en 3 portées, outre 7 albinos, 32 gris dont 28 panachés. Trois couples panachés F_6 donnent respectivement : CLXI, 15 panachés, 3 uniformes et 8 albinos ; CLXXXI, 3 panachés, 2 uniformes ; CCLXVI, 20 panachés et 7 albinos (2 gris mort-nés non contrôlés). Trois couples F_7 issus de CLXI donnent : CCLVI, 6 panachés, 2 uniformes, 4 blancs, CCLVI *bis*, 6 panachés et 1 uniforme ; CCLX, 5 panachés. Le couple CCLXXXIII F_8 , né de CCLVI donne, en 7 portées, 28 panachés et 2 uniformes ; enfin le couple F_9 , issu de ce dernier, donne une seule portée composée de 3 panachées et 1 uniforme.

D'autres couples de la même lignée donnent des résultats analogues, quant au nombre d'individus panachés : Le couple XLI, issu de VI donne 2 panachés dont je forme le couple CXV ; celui-ci produit 27 gris uniformes, 22 panachés et 20 blancs ; deux de ces panachés constituent le couple CLXIX qui produit 13 panachés et un seul uniforme ; le couple panaché F_6 CCLXXXI, issu du précédent, donne 17 panachés et 4 uniformes. Dans cette série, le nombre des panachés domine nettement ;

il paraissait sensiblement égal au nombre des uniformes dans les séries précédentes.

Ces indications demandaient à être complétées par des expériences de deux ordres, les unes relatives à la variation de la panachure dans les accouplements entre individus inégalement dépigmentés, les autres relatives à l'aspect des individus issus des croisements entre panachés et uniformes.

Les expériences de la première catégorie m'ont fourni des résultats différents de ceux que l'on observe généralement dans les autres panachures. Après L. CUÉNOT et divers autres généticiens, j'ai pu constater, en effet, que la panachure la plus étendue domine la moins étendue, quand il s'agit de plages dépigmentées de la tête, du thorax ou de l'abdomen. La dépigmentation caudale se comporte d'une toute autre manière; il ne paraît y avoir aucun rapport nécessaire entre l'étendue de la dépigmentation des ascendants et celle des descendants. A titre de faits précis je relève les chiffres suivants : 4 Souriceaux nés d'un couple 5 mm. $\times$ 1 cm. ont respectivement 12 mm., 7 mm., 4 mm., 3 mm., c'est-à-dire une série dépassant en deçà et au delà l'étendue de la panachure des parents. J'ai constaté le même fait, dans des proportions variables, un très grand nombre de fois.

Les expériences de la seconde catégorie ne sont pas moins en désaccord avec les résultats habituels des croisements entre panachés et uniformes. Pour éliminer toute cause d'erreur, j'ai accouplé mes Souris à dépigmentation caudale avec des albinos étrangères à la lignée dépigmentée, et avec des grises de me. lignées sauvages qui n'ont jamais fourni de dépigmentées en dehors des croisements. Dans l'un et l'autre cas, j'ai obtenu des résultats comparables. Tantôt l'accouplement *panaché* $\times$ *uniforme* donne des produits exclusivement uniformes, tantôt il donne une majorité d'uniformes avec quelques panachés; le couple CCCXXII, par exemple, ♀ *panachée* $\times$ ♂ *sauvage*, donne 17 uniformes et 3 panachés.

A vrai dire, la panachure est toujours réduite : souvent même, dans les croisements avec les gris sauvages, elle consiste en une touffe de poils blancs terminaux. Cette touffe, néanmoins,

marque, sans discussion possible, que la robe uniforme ne domine pas complètement la robe panachée.

Ainsi, la pérennité d'une constitution se traduisant par la dépigmentation caudale ne fait aucun doute, et cette traduction morphologique se retrouve, comparable à elle-même, d'un individu à l'autre. Il s'agit donc bien d'un système de coloration défini, et non d'une quantité donnée de pigment se distribuant au hasard, comme le voudraient MAC CURDY et CASTLE⁽¹⁾.

Par contre, l'hérédité que nous constatons n'est pas exclusive, en ce sens qu'un couple *gris* $\times$ *panaché* donne presque constamment naissance à quelques individus gris uniformes. Le nombre de ces derniers varie suivant les couples ; il est souvent très faible. Une sélection rigoureuse et longtemps prolongée permettrait peut-être de fixer une lignée avec une proportion minimum d'uniformes ; je n'ai pu, quant à moi, l'obtenir. Néanmoins, la proportion des produits panachés dans la descendance d'un couple panaché est toujours très sensiblement supérieure à la proportion des produits panachés nés aux dépens d'un couple gris uniforme, n'ayant d'autre ascendance, au point de vue panachure, qu'un accouplement *blanc* $\times$ *gris* initial. C'est cela qui marque, tout spécialement, la continuité héréditaire.

Une autre particularité de cette panachure réside dans sa récessivité très relative ; un accouplement *panaché* $\times$ *uniforme* la réduit évidemment, mais ne la supprime pas entièrement ; de plus, et surtout, le récessif donne constamment le dominant.

Ce mode héréditaire se rencontre chez d'autres organismes. CORRENS a étudié un *Mirabilis* dont la variété récessive donnait toujours quelques dominants. Les *Faba* de FRUWIRTH se comportent aussi de manière analogue puisque, après avoir été stables pendant 5 ans, elles ont ensuite donné, sans règle fixe, dominants et récessifs ; le cas, il est vrai, se rapproche, à certains égards, des Souris luxées et montre le rapport des deux modes héréditaires. C'est surtout le mode héréditaire des Poules et Cobayes hyperdactyles qui ressemble le plus à celui des Souris à panachure caudale. Accouplés entre eux, ces animaux donnent toujours des normaux ; accouplés avec des normaux,

(¹) *Op. cit.*, 1907, p. 29.

ils donnent un certain nombre de hyperdactyles. Les Vers à soie de la race Bagdad, étudiés par COUTAGNE, sont aussi très comparables : cette race comprenait, au début, des Vers noirs et des Vers blancs, les uns produisant les autres : un lot issu de Vers noirs donnait 28 0/0 de Vers blancs, tandis qu'un lot issu de Vers blancs donnait 9 0/0 de Vers noirs. Une sélection rigoureuse a permis d'obtenir deux lignées pures ; ce dernier fait doit-être retenu, mais le fait essentiel n'en demeure pas moins ⁽¹⁾.

Les généticiens ne dissimulent pas ou dissimulent à peine leur embarras devant des cas de ce genre, qui ne rentrent dans aucune formule et ne se ramènent à aucun des facteurs habituels. CASTLE ⁽²⁾ invoque la variation de la potentialité, dont nous avons déjà parlé, solution verbale sur laquelle il n'y a pas à revenir. PLATE admet « l'impureté des gamètes », dont nous nous occuperons dans le chapitre suivant. L'hypothèse n'est évidemment que l'expression d'un fait morphologique ; elle consiste à admettre que les facteurs dominant et récessif coexistent sous une forme ou une autre, et que le dominant peut passer à l'état *latent*. Ce n'est qu'une autre manière d'envisager la « potentialité », mais il y manque toujours la cause qui modifie la latence ou la potentialité. Pour PLATE, néanmoins, la solution véritable consiste à ranger tous ces cas parmi les « races intermédiaires » de DE VRIES, « mutations infixables » de L. CUÉNOT. Suivant la proportion d'individus de la forme principale, il s'agirait d'une demi-race (Halbrasse) ou d'une race moyenne (Mittelrasse). Ces deux termes, au gré de PLATE, seraient synonymes, aussi substituerait-il volontiers au mot « Halbrasse » le mot « Schwachrasse » ; ce serait donc une « race faible ». S'étant ainsi noyé dans une discussion dont on appréciera aisément la portée, sans se préoccuper de l'origine et de la constitution des « races », PLATE se demande si les changements de dominance dépendent de la nutrition ; une nourriture moyenne dans les conditions habituelles donnerait la forme souche, une bonne nourriture dans les condi-

(¹) G. COUTAGNE. Recherches expérimentales sur l'Hérédité chez les Vers à soie. *Bull. Scient. France-Belgique*, t. XXXVII, 1902, p. 87.

(²) CASTLE. Heredity in relation to evolution and animal breeding. *New-York*, 1913.

(³) *Op. cit.*, 1913.

tions favorables donnerait la race intermédiaire. Naturellement, les ébauches héréditaires ne subiraient elle-même aucun changement, la modification demeurerait strictement extérieure et superficielle.

Ces affirmations de PLATE n'ont ni intérêt, ni valeur ; elles éludent la question sous prétexte de la résoudre. Sans doute, en dépit des idées préconçues et sous la poussée des faits, les généticiens en arrivent à invoquer une influence extérieure ; mais ils ne font qu'une concession apparente : le milieu n'a qu'une action de surface, il ne change rien au plasma germinatif. Nous aurons précisément à examiner ce que vaut cette prétention, car la question est double. Elle touche d'abord à l'origine même des Souris à queue dépigmentée, ensuite au déterminisme des différences que nous constatons dans leur descendance.

Quant au premier point, tout nous conduit à admettre l'action d'une influence extérieure sur un organisme hybride provenant du croisement d'une Souris grise avec une Souris blanche. Le croisement par lui-même ne suffit pas plus ici qu'il ne suffit ailleurs pour produire d'autres panachures. Si les individus panachés constituaient la descendance exclusive de certains couples, on pourrait, à la rigueur, prétendre que ces individus appartiennent à un « génotype » déterminé, résultat de la combinaison fortuite de facteurs au cours d'une endogamie prolongée ; mais telle n'est point la réalité. En fait, les queues dépigmentées surviennent comme surviennent les autres panachures, comme surviennent les « luxées », d'une manière sporadique et en nombre toujours restreint dans la descendance d'un couple qui donne une très grande majorité d'uniformes ou de normales. De plus, les panachés appartiennent à l'une quelconque ou à plusieurs des portées de ce couple. Ce serait donc faire une hypothèse entièrement gratuite que de mettre l'apparition de ces panachés sur le compte de la rencontre de « facteurs » préexistants et provoquant l'apparition d'un caractère ancestral. Bien au contraire, la façon dont la panachure apparaît suggère fortement l'idée d'un changement effectué dans la constitution des Souris, tant à la suite du croisement *blanc* $\times$ *gris*, qu'en fonction des conditions extrinsèques dans lesquelles s'effectue ce croisement.

Mais une fois le changement effectué, tout se passe comme s'il n'était que partiel, comme si la constitution nouvelle, loin de se substituer à l'ancienne, coexistait avec elle. Bien mieux, les résultats expérimentaux conduiraient à admettre que les gamètes formés par les individus à panachure caudale possèdent cette double constitution, et que les individus uniformes, issus des précédents, la possèdent également : chacune des catégories, en effet, donne naissance à l'autre dans des proportions variables. En d'autres termes, et pour parler le langage néomendélien, nous serions tentés d'admettre l'« impureté des gamètes. »

Nous aurons à examiner de très près cette question à propos des Souris jaunes ; elle se présente ici sous une forme un peu spéciale et doit, en conséquence, nous arrêter dès maintenant. Suivant cette hypothèse, les Souris panachées répondraient à la formule $\mathbf{R}(\mathbf{D})$ quand le « facteur » dominant passe à l'état latent et $(\mathbf{R})\mathbf{D}$ dans le cas contraire. Par suite, le changement initial se réduirait à ceci que les deux facteurs, blanc et gris, au lieu de se disjoindre à partir de la deuxième génération d'hybrides, demeureraient plus ou moins accolés. Ces facteurs eux-mêmes ne seraient pas modifiés, seul le serait l'état de leurs relations ; ils changeraient de « valence » l'un par rapport à l'autre, chacun dominant à son tour les générations alternantes. Or, il est aisé de constater que, du moment où elle existe, qu'elle se produise sur la queue ou sur toute autre partie du corps, la panachure se comporte exactement comme si elle dépendait d'un « facteur » unique, parfaitement défini, doué de propriétés spéciales. Quelle que soit la nature du changement accompli, que nous essaierons ultérieurement de comprendre, la panachure n'est pas la juxtaposition simple et précaire de blanc et de gris, elle est une variation durable qui dérive du blanc et du gris, mais n'est plus ni l'un ni l'autre. Lorsque cette panachure est localisée sur la queue, celle de ses propriétés qui retient toute notre attention est la dominance si imparfaite, et telle que des individus panachés reproduisent des uniformes ; les proportions varient, tantôt très fortes, tantôt très faibles, mais il semble impossible d'obtenir une lignée panachée absolument pure.

De plus, les proportions ne sont jamais comparables à celles

d'une ségrégation typique. Le nombre des uniformes nés de panachés est parfois infime, comme nous l'avons vu, parfois il atteint près de la moitié. En aucun cas ces chiffres ne correspondent aux proportions connues : lorsque les parents sont tous deux panachés, la ségrégation normale n'atteint pas 50 0/0 et moins encore le rapport de 1 à 10 ou 15, comme cela a lieu. Une seule hypothèse paraît capable de rendre compte de cet ensemble de faits : la variation se ramène à la production d'une Souris dimorphe au point de vue couleur de la queue. Le dimorphisme est la constitution de bien des organismes, et les généticiens, eux-mêmes, l'attribuent parfois, si je ne m'abuse, à un « facteur » unique. Volontiers, je verrais un fait de dimorphisme dans l'ensemble de ces cas où deux formes se dégagent constamment l'un de l'autre, sans que ni l'un ni l'autre soient aisément fixables. J'entends bien que, suivant nos habitudes d'esprit, le dimorphisme implique un déterminisme externe parfaitement et immédiatement saisissable ; les influences thermiques, hygrométriques, saisonnières ou autres manifestent d'ailleurs leur action avec une parfaite évidence. J'entends bien encore que dans le plus grand nombre des cas connus, la genèse de ce dimorphisme nous échappe ; nous constatons simplement son existence, sans pouvoir remonter à son origine. Parfois, cependant, nous le voyons naître sous nos yeux, telles ces *Drosophiles* étudiées par Miss HOGE ⁽¹⁾ qui ont les membres simples ou multiples suivant la température. Et si, en ce qui les concerne, l'expérimentateur a négligé de rechercher la cause déterminante, il est vraiment difficile de supposer qu'elle se confonde avec l'extériorisation d'un facteur préexistant et demeuré longtemps dissimulé. L'établissement d'un dimorphisme ne diffère en rien, dans tous les cas, de celui d'une variation quelconque ; la seule difficulté réside ici en ce que le déterminisme précis de l'apparition des uniformes ou des panachés nous échappe entièrement. Nous devons pourtant accepter le rôle des conditions externes, influant d'une manière ou d'une autre sur le système d'échanges, et à cet égard nous tombons d'accord avec les généticiens : le milieu, quel que soit son mode d'action, provoque le changement superficiel d'une constitution durable, mais dimorphe.

(1) MORGAN, STURTEVANT, MULLER and BRIDGE, *Op. cit.*

Au demeurant, aucune autre solution ne paraît acceptable. Dire « race faible » ou « mutation infixable », c'est se placer à un point de vue strictement morphologique. La race est aussi résistante à tous égards que les autres, la variation est parfaitement fixée, elle est rigoureusement héréditaire ; elle est héréditaire dans son double aspect. Du moment que nous aurons fixé l'un des deux, nous aurons obtenu une variation nouvelle en supprimant le dimorphisme : la fixité ne réside donc pas dans l'uniformité morphologique, mais au contraire dans la durabilité du dimorphisme. Et dès lors nous ne parlerons plus de dominance ni de récessivité complète ou incomplète, mais de la double manifestation d'une constitution déterminée.

2. Les Souris hyperdactyles

L'étude du comportement héréditaire des Souris à queue dépigmentée nous conduit ainsi à rapprocher le cas de ces Souris d'un certain nombre d'autres qui exercent constamment la sagacité des biologistes. Ce sont tous ceux où la sélection artificielle la mieux organisée ne parvient pas à isoler des formes constantes, et souvent même n'empêche pas une grande diversité dans la suite des générations ; la diversité s'accuse, *à fortiori*, en l'absence de toute sélection.

Le rapprochement s'impose d'une façon toute spéciale avec un certain nombre d'animaux hyperdactyles. Plusieurs auteurs les ont étudiés : BARFURTH ⁽¹⁾ et son élève K. MATTHIAS ⁽²⁾, BATESON et PUNNETT ⁽³⁾ chez la volaille, CASTLE chez le Cobaye ⁽⁴⁾, moi-même chez les Souris. Nous avons tous obtenu des résultats très analogues. Les études de BARFURTH montrent que les Poules hyperdactyles ne constituent pas une race morphologiquement stable. Accouplés entre eux, les hyperdactyles don-

⁽¹⁾ Dietrich BARFURTH. Experimentelle Untersuchung über die Vererbung der Hyperdactylie bei Hühnern. *Arch. für Entw. mech.*, 1908-1911.

⁽²⁾ K. MATTHIAS. Die Varianten der Hyperdactylie beim Huhn. *Inaug. dissert. Rostock*, 1912.

⁽³⁾ W. BATESON, R. C. PUNNETT Reports to the Evolution Committee of the royal Society, *Report II*, 1905.

⁽⁴⁾ CASTLE The origin of a polydactylous Race of Guinea-Pig. *Carneg. institut*, 1906.

ment des normaux en nombre variable, et les hyperdactyles qu'ils donnent diffèrent les uns des autres par le siège de l'hyperdactylie (qui est à droite, à gauche ou des deux côtés), par le nombre et le degré de développement des doigts supplémentaires. La dominance est également en défaut, car les croisements entre hyperdactyles et normaux donnent, à la fois, des uns et des autres.

Les élevages de BATESON et PUNNETT concordent très exactement avec ceux de BARFURTH, de même que ceux de CASTLE. Ce dernier, après avoir tenté une sélection suivie, a finalement accru le nombre des petits tétradactyles, si bien qu'un couple ne produisit que des tétradactyles, 88 en tout.

Sur la genèse même de l'hyperdactylie, les élevages ne procurent aucune indication. Elle apparaît souvent dans les diverses races de Poules, et son origine échappe entièrement à BATESON et PUNNETT, aussi bien qu'à BARFURTH. CASTLE, de son côté, l'a vu paraître dans la descendance d'un couple dont il ignorait l'origine. Mes Souris hyperdactyles fournissent, à cet égard, d'importantes indications. Je connais leur ascendance d'une manière très suffisante, en ce sens que toutes celles dont je me suis servi ont été utilisées dans des croisements variés et ont donné une descendance abondante. Dans la lignée sauvage qui a fourni l'un des ascendants des hyperdactyles, je n'ai constaté aucun hyperdactyle, et je n'en ai pas constaté davantage dans la lignée albinos qui a fourni l'autre ascendant. Ces deux lignées ont été suivies parallèlement à la lignée hybride pendant plus de 5 ans. Je me crois donc en droit d'affirmer que l'hyperdactylie n'existait pas chez les ancêtres de ma lignée hybride.

Dans cette lignée, du reste, l'hyperdactylie n'est pas apparue isolément. Chez les individus dont les segments fémoral et tibio-péroniers étaient normaux, les segments digito-tarsien l'étaient également. Ce sont *exclusivement* des couples de Souris « luxées » qui ont donné naissance à des petits luxés et hyperdactyles. J'en ai tiré, par croisements avec des normales de même lignée, des individus non luxés et hyperdactyles : ils se sont comportés comme les Poules ou les Cobayes hyperdactyles. La descendance de mes hyperdactyles comprenait aussi bien des normaux que des anormaux ; parmi ceux-ci, les uns avaient

6 doigts et d'autres 7, à droite, à gauche ou des deux côtés, les doigts supplémentaires étant plus ou moins développés. Chez certains individus, l'hyperdactylie se compliquait de syndactylie (fig. 17), réalisant chez la Souris l'anomalie que j'ai récemment décrite chez l'Homme ⁽¹⁾. Le seul couple poly-syndactyle que j'aie pu former s'est, d'ailleurs, comporté comme les autres hyperdactyles. Les membres antérieurs sont toujours demeurés normaux.

Cette apparition de l'hyperdactylie chez des animaux que caractérise déjà une ostéogenèse anormale des membres postérieurs confirme l'idée, soutenue par Julien SALMON ⁽²⁾, que les diverses variations squelettiques des membres ont entre elles des rapports étroits. Son idée repose sur une double série de constatations : la coexistence de dispositions contradictoires en

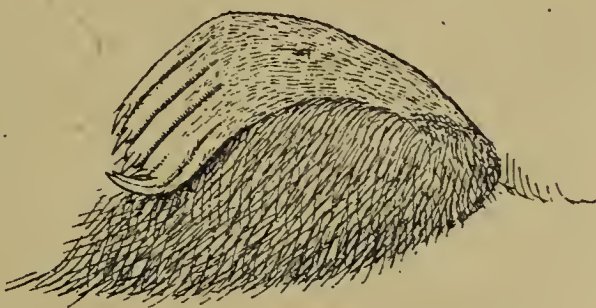


Fig. 17. — Poly-syndactylie.

apparence, et la connaissance des processus histogénétiques. La phocomélie et l'hyperdactylie, l'ectromélie et l'hyperdactylie, dont les uns semblent dériver d'un processus par défaut et les autres d'un processus par excès, se rencontrent souvent chez le même individu; SALMON cite tout spécialement un Chien phocomèle à 9 doigts. L'examen histologique du squelette en voie d'ossification montre qu'il s'agit de variations histogéniques précoces, se combinant de diverses manières et déterminant telle ou telle disposition suivant leur localisation. L'augmentation numérique des centres ostéogènes, par laquelle débute l'hyperdactylie, coexiste aussi bien avec l'une quelconque des

⁽¹⁾ Maurice KLIPPEL et Etienne RABAUD. Etude d'un cas de poly-syndactylie. *Nouvelle iconographie de la Salpêtrière*, 1914-15.

⁽²⁾ Julien SALMON. Recherches sur les variations ontogéniques des membres chez les Vertébrés. Etude des Ectroméliens. *Thèse de la Faculté des Sciences de Paris*, 1908.

différenciations anormales d'une autre partie du squelette ; du reste les diverses parties d'un même segment de membre se différencient parfois suivant plusieurs modes.

Tout concorderait donc, semble-t-il, à nous faire admettre l'existence d'un état général, d'une constitution, dont les manifestations morphologiques se localisent sur le squelette des membres. Cette conclusion, néanmoins, demande à être précisée. Si des Souris luxées produisent des Souris hyperdactyles, la « luxation » n'en existe pas moins à l'état isolé, aussi bien que l'hyperdactylie. Dès lors, il semblerait beaucoup plus vrai de dire qu'il existe un état général se traduisant par l'absence d'un tibia osseux et un autre par l'hyperdactylie. Mais il faut considérer aussi que la « luxation » précède l'hyperdactylie dans la lignée et que, finalement, toutes deux coïncident, tout en demeurant susceptibles de se séparer. On suit, en somme, comme une évolution qui mène d'un aspect morphologique à un autre et qui traduit, à coup sûr, les variations du système d'échanges établi entre l'organisme et son milieu. Une première variation de ce système conduit à la « luxation », une seconde ajoute l'hyperdactylie, qui s'isole finalement. Nous assistons à la succession de trois états constitutionnels distincts, mais très voisins, capables de passer l'un dans l'autre, mais capables aussi de persister indépendamment. De ces trois états, celui qui correspond à l'hyperdactylie est un état général polymorphe et se retrouve tel chez un certain nombre d'animaux. Toutefois, ce polymorphisme n'a rien de commun avec l'incohérence, ni avec une mystérieuse « tendance » ; l'hyperdactylie demeure l'hyperdactylie, se présentant suivant certaines modalités.

Toute autre interprétation semble actuellement impossible. Les généticiens, du reste, se sont prudemment abstenus. A la rigueur, on pourrait appliquer à ces cas de polymorphisme l'idée d'une « hérédité générale » s'opposant à une « hérédité locale » ; mais, dans la mesure où cette idée — contradictoire dans les termes — a un sens, elle implique précisément l'interprétation que nous adoptons ici. Si nous cherchions, au surplus, à imaginer les « facteurs » correspondant au « caractère » hyperdactyle, la succession des faits que je viens d'exposer créerait un réel embarras. Comment expliquer, en effet,

ces transformations qui ajoutent l'hyperdactylie à la « luxation », puis séparent l'une de l'autre, transformation portant sur un même tissu ? Pour dissimuler l'embarras, il ne suffit pas de parler de « tendance », mot inexpressif s'il veut désigner un processus matériel, mot inexact s'il sous-entend une force interne quelconque surajoutée à l'organisme et le menant. L'hypothèse de « changement de valence » est également inapplicable, car il ne s'agirait pas seulement de deux facteurs, mais de trois au moins, et à l'inversion de la dominance s'ajoute les variations de nombre et de localisation. L'idée d'état général s'impose d'elle-même, celle de polymorphisme en fonction du milieu ne s'impose pas moins.

N'est-ce pas à elle, au surplus, que les généticiens ont été directement conduits et comme en dépit d'eux-mêmes ? En présence des faits héréditaires de l'hyperdactylie, déconcertants pour un néo-mendélien, BATESON renonce à trouver une explication ; il propose simplement, et sans se prononcer, deux hypothèses. L'une met le phénomène sur le compte de l'organisation d'un zygote, l'autre sur le compte du milieu. Or, il ne s'agit pas de choisir une hypothèse plutôt que l'autre, il faut les prendre toutes les deux ; elles se complètent, en effet, puisque, d'une part, l'action qu'exercent les conditions physiques sont liées à la nature de la substance sur laquelle elle portent et que, d'autre part, aucune matière vivante ne subit de variation spontanée et demeure semblable à elle-même, tant que les conditions dans lesquelles elle se trouve demeurent, elles aussi, semblables à elles-mêmes.

3. Le polymorphisme héréditaire en général.

Au demeurant, l'interprétation que j'adopte s'applique à des phénomènes très généraux. Depuis longtemps, les médecins ont constaté la coexistence, dans une même famille, de maladies variées, intéressant le système nerveux ou d'autres organes, qui leur ont paru dépendre les unes des autres par voie de continuité héréditaire. L'idée d'hérédité de transformation, émise par Prosper LUCAS, dérive de constatations de ce genre, sous l'influence d'une conception mystique de la maladie. MOREL tradui-

sait cette même idée sous une forme plus positive en imaginant un état général, la *dégénérescence*, capable de se traduire de manières différentes suivant les individus. La dégénérescence s'appliquait surtout au système nerveux; elle n'est, au fond, qu'un cas particulier de la conception des diathèses, qui implique une disposition des organismes à contracter certaines maladies plutôt que d'autres. Cette disposition dériverait d'un état général; mais les médecins en restreignent l'importance en admettant des diathèses partielles.

Les données actuellement acquises sur les manifestations héréditaires fournissent pour ces faits des précisions utiles. Le processus de ségrégation explique en partie l'hérédité de transformation et les prétendues extériorisations si variables de la dégénérescence. Nous ne songeons plus à nous étonner, aujourd'hui, de la dissemblance, si grande soit-elle, des descendants d'un même couple. Loin de voir, avec certains élèves de MOREL, dans cette « hérédité dissemblable » la marque d'une « dissolution de l'hérédité », nous y voyons, au contraire, la manifestation d'un mode héréditaire normal. Le croisement de deux lignées à constitution différente suffit pour faire apparaître, dans une même famille, des dispositions anatomiques ou des états pathologiques extrêmement variés, sans qu'il soit nécessaire d'admettre la transformation des uns dans les autres.

La « transformation » reste cependant possible dans certaines limites. Si, en effet, la continuité et la similitude héréditaires impliquent la similitude de *substance*, elles n'impliquent pas nécessairement la similitude morphologique. L'hybride de première génération, par exemple, qui continue intégralement ses deux parents, diffère toujours notablement de l'un d'eux dans ses diverses manifestations. La similitude morphologique peut faire encore défaut dans d'autres circonstances et en dehors du phénomène de dominance: il suffit que, sous une influence quelconque, résultant ou non de la fécondation, intervienne un changement passager chez les descendants. A elles seules, les conditions de la gestation peuvent entraîner de telles conséquences. Dans tous les cas, les changements que l'on peut constater ne résultent jamais d'une modification spontanée de la substance vivante, d'une « tendance » quelconque. Le mot « tendance », souvent employé depuis DARWIN, est particulièrement

mauvais; il laisse planer l'idée d'une propriété occulte des organismes, capable d'entraîner chez eux des variations « spontanées », en dehors de tout déterminisme. Du point de vue scientifique, pareille notion est absolument inacceptable; un état général quelconque n'est ni vague ni indéterminé; il correspond, au contraire, à une constitution physico-chimique précise du sarcode; il ne se traduit donc pas par un aspect morphologique quelconque. Forcément, s'il y a continuité et similitude de substance, il y a répétition du même état général et traduction morphologique correspondante.

Comment comprendre alors, en dehors de la ségrégation, qu'une « même » diathèse, qu'un « même » état général donne lieu à des manifestations différentes? Nous avons certainement affaire à des variations individuelles plus marquées dans ces cas que dans d'autres. Quelles que soient les particularités observées, elles ne se retrouvent jamais entièrement comparables d'un individu à l'autre; mais, suivant les individus, et surtout suivant les états, les différences sont plus ou moins accentuées. Cela ne signifie pas forcément que la constitution fondamentale change d'une façon profonde ni durable; cela signifie que cette constitution, c'est à-dire le système d'échanges qui y correspond, subit des fluctuations d'amplitude variable, sans porter cependant atteinte à la qualité même des éléments essentiels du système. Certains systèmes d'échanges sont particulièrement sensibles aux moindres variations des influences externes; ce sont des systèmes très instables, qui traduisent une très médiocre aptitude de l'organisme à vivre dans les conditions où il se trouve. De pareils organismes subissent à tout instant des variations importantes, qui se manifestent dans leur progéniture. CHABRY, par exemple, avait observé parmi les Ascidies des individus qui donnaient constamment naissance à des larves tératologiques; mais il constatait en même temps que ces « *parents monstriques* » se révélaient au simple examen, par leur « aspect flasque et malpropre » ⁽¹⁾. Plus récemment, STOCKARD et PAPANICOLAOU, étudiant des Cobayes intoxiqués par des inhalations d'alcool, remarquent que les petits qui viennent à terme et survivent présentent des troubles nerveux ou ocu-

⁽¹⁾ L. CHABRY. Embryologie normale et tératologique des Ascidies. Thèse de la Faculté des Sciences de Paris, 1887.

lares variés, et donnent à leur tour des petits atteints de lésions également variées, semblables ou non à celles des parents ⁽¹⁾.

Ces cas excessifs correspondent à un état général morbide, à des échanges insuffisants ou à peine suffisants pour maintenir la vie. Mais à côté de ces organismes si imparfaitement adaptés, il en est d'autres qui, très capables de vivre et de se reproduire dans les meilleures conditions, ont néanmoins un système d'échanges susceptible de varier d'une façon marquée, quoique dans des limites restreintes. Les variations intéressent des parties homologues ou de même nature, elles sont, en quelque mesure, plus quantitatives que qualitatives, et n'atteignent jamais qu'une amplitude relativement faible. Les organismes polymorphes connus et étudiés depuis longtemps en sont le type le plus remarquable ; leur forme change au gré de conditions déterminées, dont chacune implique des systèmes d'échanges particuliers. Les feuilles de Sagittaire prennent des formes différentes suivant qu'elles sont submergées, nageantes ou aériennes, et ces formes expriment trois systèmes d'échanges principaux, avec toutes les transitions possibles, nécessairement liés les uns aux autres. Ces variations, fluctuantes et cycliques à certains égards, correspondent à un état général déterminé, à une constitution physico-chimique plus sensible qu'une autre, sans doute, aux influences extérieures, à quelques-unes d'entre elles tout au moins, mais d'une sensibilité qui n'exclut pas, en somme, une véritable constance. À tout prendre, ces faits morphologiques si frappants ne sont que l'exagération de faits absolument généraux. Les recherches de MAYER et SCHÆFFER ⁽²⁾ montrent que les substances qui constituent les sarcodes sont associées dans une proportion définie pour chaque sarcode, mais qui oscille dans certaines limites ; les systèmes d'échanges correspondants ne s'écartent pas alors d'une moyenne et passent les uns dans les autres en fonction de circonstances diverses, parmi lesquelles les influences externes, les croisements, jouent, assurément, le rôle principal. Ces oscillations ne se traduisent pas toujours d'une façon visible ;

(1) C. R. STOCKARD and G. PAPANICOLAOU. A further analysis of the hereditary transmission of degeneracy and deformities by the descendants of alcoholized Mammals. *The American natur.*, 1916.

(2) A. MAYER et SCHÆFFER. Recherches sur les constantes cellulaires. *Journal de Physiologie et de Pathologie générale*. 1913-1914.

mais on peut et on doit logiquement concevoir pour elles une traduction morphologique très apparente, avec toutes les modalités possibles. Dès que la variation de la forme acquiert une amplitude marquée, les oscillations deviennent le *polymorphisme* : celui-ci n'est donc qu'un cas particulier d'un processus général. Par suite, le polymorphisme n'est pas un état indéterminé, se traduisant d'une façon quelconque ; sa traduction est constamment localisée d'une manière très précise : ce sont, par exemple, les feuilles de la Sagittaire dont la forme change suivant le degré d'immersion et correspond à un certain degré d'oscillation des proportions des constituants du complexe sarcodique ; les autres organes demeurent pratiquement comparables, l'état général n'en est pas moins modifié temporairement.

Eh bien ! sans forcer les faits en aucune manière, cette interprétation, fondée sur des données positives, s'applique à tout un ensemble d'autres changements morphologiques. Assurément, nous n'apercevons pas, chez tous, les conditions du milieu qui déterminent l'alternance des formes ; mais nous constatons que cette alternance reste limitée à certaines formes, et leur apparition chez des individus différents nous autorise à admettre que les conditions de leur formation n'ont pas été comparables dans tous les cas. LUCAS signale, par exemple, une femme polymaste, à mamelle surnuméraire pectorale, qui donne naissance à une fille également polymaste, mais à mamelle inguinale. Chez les deux individus, l'anomalie est incontestablement de même nature, seule diffère la localisation : on ne peut cependant pas douter que la seconde dérive de la première et nous sommes nécessairement conduits à penser que l'état général polymaste de la substance maternelle a subi une modification très légère du fait de la fécondation, ou de la gestation ou pour toute autre cause, en passant de la mère à la fille. La famille Phocomèle étudiée par GRANDMAIRE ⁽¹⁾ offre des changements très analogues, la Phocomélie passant d'un côté ou de l'autre suivant les individus ou les générations.

(1) Ed. GRANDMAIRE. Une famille de Phocoméliens. *Thèse de la Faculté de méd.* Bordeaux, 1897.

CHAPITRE V

LES SOURIS JAUNES ET L' « IMPURETÉ DES GAMÈTES »

Les variations de la dominance se présentent sous un autre aspect avec les Souris jaunes que L. CUÉNOT⁽¹⁾ a étudiées, le premier, au point de vue héréditaire. Depuis, elles ont beaucoup préoccupé les généticiens ; à mon tour, j'ai été conduit à les examiner et à les suivre.

Ces Souris ont une teinte d'un beau jaune, avec les extrémités et la face ventrale généralement claires, sinon blanches. Accouplées entre elles, elles donnent toujours des individus jaunes et des individus gris ; aucun expérimentateur n'a pu obtenir une race jaune constante. Pourtant, le jaune se comporte comme dominant, car une Souris jaune croisée avec une grise pure, donne, en nombre égal, des jaunes et des grises. Celles-ci, par contre, ne donnent jamais de jaunes. CUÉNOT traduit le phénomène par la formule suivante :

$$\text{CJCG (jaune)} \times \text{CG (gris)} = \text{CJCG} + \text{CGCG}.$$

Je n'ai pas été plus heureux que mes devanciers et n'ai pu obtenir de jaunes stables. Quelle en peut bien être la cause ?

La première hypothèse en date, celle de L. CUÉNOT, consiste à admettre une « fertilisation sélective » ; les gamètes à constitution jaune ne pourraient pas s'unir, tandis qu'ils s'uniraient avec les gamètes à constitution grise. L'hypothèse repose sur les raisons suivantes. La proportion habituelle de 3 jaunes pour 1 gris (75 0/0 et 25 0/0) ne se réalise pas exactement. Sur 318 petits, CUÉNOT compte 132 jaunes et 86 gris, soit 72,7 0/0, et 27,3 0/0. La différence n'est pas considérable, mais elle serait constante, l'excès des gris apparaissant dès

⁽¹⁾ L. CUÉNOT, Les races pures et leurs combinaisons chez les Souris, *Arch. Zool. exp. et gén.* N. N. R., 1905.

les premières portées. CORRENS est parvenu à une hypothèse analogue pour expliquer des proportions anormales résultant de la fécondation du Maïs à grains lisses par du Maïs à grains ridés. Au lieu de 75 0/0 et 25 0/0 il obtient 84 0/0 de grains lisses et 16 0/0 de grains ridés : les gamètes à constitution ridée auraient moins d'affinité entre eux qu'avec les gamètes à constitution lisse. En outre, on connaît diverses plantes et divers animaux hermaphrodites chez lesquels l'autofécondation ne produit presque aucun résultat. Dès lors n'aurait-on pas quelque droit de penser que les gamètes à constitution jaune ne s'unissent pas, « parce qu'ils sont trop semblables » ?

Si ingénieuse soit-elle, l'argumentation n'entraîne pas la conviction. Les faits d'inefficacité de l'autofécondation constatés chez divers organismes ne sont que des analogies un peu lointaines ; l'accouplement de Souris jaunes, ne saurait, à aucun titre, passer pour une autofécondation : dans le cas des hermaphrodites, ce sont tous les gamètes dont on constate l'indifférence réciproque. On ne saurait donc confondre la similitude de constitution de gamètes provenant de deux individus avec l'identité de ces gamètes lorsqu'ils proviennent d'un seul et même individu. D'ailleurs, si l'hypothèse était exacte, la proportion des jaunes aux gris serait de 2 à 1, tandis que, d'après les chiffres de L. CUÉNOT, elle est fort voisine de 3 à 1. Ces chiffres ne cadrent guère avec l'idée que les gamètes semblables se repoussent et, restant inutilisés, s'unissent avec les gamètes non semblables.

L'hypothèse de L. CUÉNOT a soulevé une vive discussion parmi les généticiens. CASTLE ⁽¹⁾ admet la mort des zygotes résultant de l'union d'un spermatozoïde et d'un ovule « jaunes », plutôt que la répulsion de ces gamètes et la non-formation des zygotes. Les résultats numériques qu'il fournit ⁽²⁾ cadreraient, suivant lui, avec cette manière de voir, car sur 1235 petits 800 étaient jaunes, soit 64,77 0/0. D'autres arguments se présenteraient encore à l'appui de cette interprétation. D'une part, dans la race « aurea », d'*Antirrhinum majus*, observée par BAUR, les pieds homozygotes germeraient, mais cesseraient bientôt de se développer ; d'autre part, les accouplements

(1) *Op. cit.*, 1913, pp. 59 et sq.

(2) CASTLE et LITTLE, *Op. cit.*

entre Souris jaunes seraient moins productifs que les accouplements de Souris jaunes avec Souris noires. Le premier argument est purement analogique et hypothétique ; il prouverait, à la rigueur, la possibilité de fécondations inefficaces, ou du moins abortives, possibilité qui résulte de données plus précises. Le fait que les *Antirrhinum aurea* sont jaunes, comme les Souris, se réduit à une simple similitude de coloration et n'autorise aucune assimilation ; les teintes jaunes ne revêtent pas nécessairement des objets de même nature, la teinte ne confère pas une constitution et rien ne ressemble moins à une Souris qu'un *Antirrhinum*, fut-il jaune : celui-ci mourrait par absence de chlorophylle, explication fort plausible, mais qui ne s'applique guère aux Rongeurs. Quant au second argument, il est susceptible d'une interprétation très différente et probablement beaucoup plus exacte. Les races noires de Souris sont généralement robustes et prolifiques, de sorte que la fertilité des accouplements *jaune* $\times$ *noir* peut aussi bien provenir de l'influence du parent noir que de la mort supposée des zygotes jaune pur.

D'ailleurs, les chiffres de CASTLE ne sont pas sans réplique. Si les portées *jaune* $\times$ *jaune* sont moins abondantes que les autres, la différence qui devrait être de 25 0/0 n'est que de 15,5 0/0 ; le nombre des zygotes purs supposés disparus ne correspond pas à la proportion mendélienne. Pour aplanir les difficultés, il suffirait de supposer que la disparition des zygotes jaune pur rend possible le développement d'un certain nombre de jaunes hydrides et de gris : 38 d'entre eux prendraient la place de 100 jaunes disparus. Cette substitution se produirait d'une part, parce que à chaque ovulation le nombre des œufs qui se développent étant notablement inférieur au nombre des œufs émis, tous ceux qui ne s'attachent pas à l'utérus augmentent les chances de ceux qui peuvent s'y attacher ; parce que d'autre part, la production d'un petit nombre de jaunes dans une portée pourrait indirectement favoriser une ovulation et une portée ultérieures plus nombreuses. C'est une double hypothèse, ne reposant sur aucune observation positive : elle rentre à coup sûr dans le domaine des possibilités, mais cela ne suffit pas pour lui donner la valeur d'un argument péremptoire.

En définitive, l'argument le plus solide est celui des propor-

tions de jaunes hétérozygotes et de gris. Miss DURHAM ⁽¹⁾ le reprend à son compte, faisant remarquer que si l'on additionne les nombres de L. CUÉNOT, ceux de CASTLE et les siens propres on obtient le total de 1.511 jaunes et 767 non jaunes, c'est-à-dire, précisément la proportion 2 à 1 ; elle conclut que les zygotés jaune pur se forment, mais ne se développent pas.

PUNNETT ⁽²⁾ croit trouver une autre explication. L'hypothèse de la fertilisation sélective ou de la mort des jaunes homozygotes ne lui paraît pas nécessaire : d'après lui l'absence de jaunes purs proviendrait de ce que la moitié des ovules non jaunes reçoit un spermatozoïde non jaune, l'autre moitié un spermatozoïde jaune, tandis que les ovules jaunes reçoivent tous un spermatozoïde non jaune. Je ne sais si je m'abuse, mais cette hypothèse ressemble étrangement à celle de la fertilisation sélective. Si les gamètes jaunes se repoussent en effet, ils s'allieront avec un gamète non jaune, les non jaunes s'allieront entre eux ; or la répartition des gamètes, telle que la conçoit PUNNETT, implique ou une répulsion des semblables ou une attraction spéciale.

Les objections essentielles à la fertilisation sélective ou au développement abortif n'échappent pas à MORGAN ⁽³⁾. Il considère comme improbable qu'une simple question de couleur suffise pour éloigner l'un de l'autre des gamètes qui portent des milliers d'unités semblables. Il pense que l'absence d'individus jaune pur provient de ce que le jaune n'est jamais vraiment dissocié des autres couleurs. Tout croisement « contaminerait » les gamètes qui, dès ce moment, cesseraient d'être purs et renfermeraient les deux allélomorphes. Dans cette hypothèse, le jaune et le gris seraient alternativement dominant et latent, suivant les formules : **CJ(CG)** et **(CJ)CG** ⁽⁴⁾. L'idée de contamination conduit à cette importante conséquence que l'hérédité mendélienne ne diffère pas en principe de l'hérédité mélangée.

Actuellement MORGAN et ses collaborateurs abandonnent visiblement, quoique d'une manière détournée, l'idée de contamination. Dans leur Traité ⁽⁵⁾, ils admettent que la contamination

⁽¹⁾ *Op. cit.*, 1910-1911.

⁽²⁾ BATESON, *Mendel's principles*, p. 119.

⁽³⁾ T.-H. MORGAN, The assumed purity of the germ cells in mendelian results, *Science*, XXII, 1905.

⁽⁴⁾ T.-H. MORGAN, Are the Germ-cells of mendelian hybrids « Pure » ? *Biologisches Centralblatt*, 1900.

⁽⁵⁾ *Op. cit.*, 1914, pp. 213 et 214.

d'un facteur par son allélomorphe n'est pas impossible *a priori*, mais que tous les faits admis à l'appui de cette hypothèse s'expliquent aussi bien par celle des facteurs multiples. STURTEVANT ⁽¹⁾, néanmoins, admettait encore en 1912 l'association étroite des « facteurs » gris et jaunes ; il rendait même ainsi compte de la production d'individus noirs ou bruns, parfois constatée dans la descendance des jaunes. Contamination ou facteurs multiples se ramènent facilement, d'ailleurs, à un processus commun, nous le verrons ; il ne s'agit que de l'une de ces distinctions verbales si habituelles chez MORGAN.

Pouvons-nous apporter au débat quelques éléments d'information ? Que valent exactement, dans le cas qui nous occupe, l'hypothèse de la fertilisation sélective ou celle de la mort des zygotes purs ? Ce sont, à vrai dire, des explications faciles et banales qui s'appliquent à tous les cas embarrassants ; les preuves invoquées sont uniquement, à coup sûr, des preuves par analogie, et par analogie un peu lointaine, sinon même un peu forcée : l'autofécondation ne se confond pas avec la fécondation entre individus semblables, et la similitude de coloration n'a aucune signification. Par contre, une comparaison infiniment plus proche s'impose. Les Souris jaunes qui nous occupent ne sont pas les seules de cette teinte ; il en existe une autre race, tout à fait semblable à celle-ci par la coloration du pelage, sauf par la couleur des yeux qui sont roses au lieu d'être noirs. Mélangées dans une boîte d'élevage, ces deux races se confondent parfaitement, si l'on ne regarde pas les yeux ; j'en ai fait souvent, et malgré moi, l'expérience. Or, ces Souris fauves sont stables, elles vivent fort bien et ne paraissent pas plus délicates que la plupart des autres races de Souris. J'en ai laissé se reproduire dans une grande cage pendant plusieurs années, et elles pullulaient.

La différence de coloration des yeux entre elles et les Souris jaunes proprement dites, indique, sans aucun doute une différence constitutionnelle. Ces deux Souris sont, toutefois, infiniment plus voisines l'une de l'autre que les jaunes ne le sont des Tuniciers du genre *Ciona* ou des Scrofulariacées du genre

⁽¹⁾ A.-H. STURTEVANT, Is there association between the yellow and agouti factors in mice ? *The American naturalist*, XLVI, 1912.

Antirrhinum. Si donc l'hypothèse d'une fertilisation sélective ou de la mort prématurée de certains zygotes n'est pas invraisemblable, elle ne repose, en fait, que sur le seul argument des données statistiques ; l'argument ne suffit pas.

L'hypothèse de l' « impureté des gamètes » repose, au contraire, sur un fait constamment renouvelé : l'absence de jaunes purs. Il importe peu que MORGAN et son école ait cru devoir l'abandonner — ou l'appeler d'un autre nom —, la logique l'impose aussi bien que les faits. Tout se passe incontestablement comme si le jaune et le gris voisinaient d'une manière constante, — et de telle manière que le jaune ne puisse se dégager du gris, comme si tout gamète « jaune » devait nécessairement contenir du gris. Quant à la nature et au mode de cette union, nous ne possédons aucune donnée sous une forme quelconque ; nous la constatons sans pouvoir aller au delà de nos constatations. Le plus souvent, le jaune, dominant (ou masquant) le gris, apparaît seul ; mais il arrive que la dominance varie et que la teinte des Souris donne l'impression d'un véritable mélange morphologique. J'ai vu naître, en effet, dans mes élevages des individus d'une teinte jaune foncée, très comparable d'aspect aux Souris issues des accouplements *fauve* $\times$ *gris*, dont j'ai précédemment parlé ; mais elles en diffèrent en ce qu'elles se sont montrées immédiatement stables et le sont encore à l'heure actuelle (mai 1918). C'est un cas superposable à la production de noires ou de brunes. C'est également un nouveau cas de formes intermédiaires et stables, qui s'ajoute à ceux que j'ai déjà mentionnés : c'est, enfin et surtout, l'indication très nette que la ségrégation n'implique pas des « gamètes purs » des « facteurs » autonomes, et qu'elle ne s'effectue pas d'une façon nécessaire. Nous trouverons d'autres raisons de penser qu'il en est bien ainsi et nous chercherons à comprendre le processus exact que dissimulent ces apparences.

CHAPITRE VI

L'HÉRÉDITÉ INDIRECTE

Tous les faits que nous venons d'examiner ont trait à la continuité de substance avec ou sans la similitude, à l'hérédité proprement dite ou à la variation impliquant une idée de filiation directe. La transmission des constitutions et des formes ne s'effectueraient-elles pas quelquefois par un autre moyen, le produit d'un couple ne pourrait-il subir l'influence d'une gestation précédente ? L'affirmative a été soutenue et l'on a donné le nom de *Télégonie*, d'imprégnation maternelle, d'hybridation asexuée à ce prétendu phénomène. Je l'ai soigneusement examiné.

1. La télégonie

C'est une croyance depuis longtemps répandue parmi les éleveurs d'animaux qu'une femelle est *imprégnée* par le mâle qui l'a fécondée, et que tous ses produits ultérieurs, quel que soit leur père, subiraient l'influence du mâle précédent. Celui-ci s'interposerait entre les ascendants directs d'un produit et ce produit. DARWIN ⁽¹⁾ accepte le fait pour vrai, sans aucune enquête, se fondant sur l'affirmation suivante de lord MORTON : croisée avec un Quagga, une Jument alezane de race arabe presque pure mit bas un métis. Fécondée ensuite, à deux reprises, par un Cheval arabe *noir*, elle mit bas deux poulains partiellement isabelles, dont les jambes étaient rayées comme celles du Quagga et de son métis ; peut-être même d'une façon plus marquée. Des raies très nettes existaient aussi sur le cou et sur quelques autres parties du corps ; les poils de la crinière étaient courts, raides, dressés exactement comme chez le Quagga. Depuis, de nom-

(¹) Ch. DARWIN, *Variation*, t. I, p. 428, t. II, p. 45.

breux faits analogues ont été publiés. DARWIN en rapporte quelques-uns, en particulier celui-ci que lui avait communiqué le docteur BOWERBANK : « une chienne turque, noire et sans poils, ayant été accidentellement couverte par un Epagneul métis à longs poils bruns, mit bas cinq petits, dont trois furent sans poils et deux couverts d'un poil brun et court. Livrée ensuite à un Chien turc, également noir et sans poils, les petits de cette seconde portée furent pour moitié semblables à la mère, c'est-à-dire turcs purs, l'autre moitié ressemblant tout à fait aux Chiens à *poils courts* provenant du premier père ».

Des auteurs plus récents ont abondé dans le même sens. C'est ainsi que KIENER écrit : « J'ai obtenu d'une artésienne, saillie par un splendide mâle de sa race, un Chien à œil vairon. Antérieurement elle avait été saillie par un grand mâtin qui présentait cette particularité » ⁽¹⁾. KUNSTLER, de son côté, rapporte qu'une Chienne braque française, fécondée une première fois par un *setter irlandais*, et une seconde par un braque *bleu* d'Auvergne, eut, d'un troisième mâle, *setter-gordon*, des petits ressemblant au setter irlandais et d'un quatrième mâle, *setter irlandais*, des petits dont un rappelait le setter-gordon ⁽²⁾.

Des ressemblances attribuées à l'« imprégnation » ont été également relevées chez les Ovidés, les Bovidés, les Equidés, les Porcins. Des Brebis blanches, saillies par des Béliers noirs, auraient ultérieurement donné des agneaux pigmentés, bien que fécondés par des Béliers blancs. Une Vache de la race Angus — caractérisée par l'absence de cornes — fécondée une première fois par un Taureau Durham, porteur de cornes, aurait eu, d'un Taureau Angus, un Veau portant des cornes semblable à un croisé Durham. Et quant aux Equidés, tous les éleveurs pensent que les poulains issus de Juments antérieurement saillies par un Ane ressemblent plus ou moins à un Mulet. Dans son excellente étude sur la télégonie, COUSIN ⁽³⁾ raconte qu'en Poitou la croyance populaire considère les Juments comme « intérieurement mulassières » et attribue cette aptitude

⁽¹⁾ KIENER. Observations sur l'hérédité. *Journal de l'Agriculture*, 1900.

⁽²⁾ KUNSTLER. Sur un cas de télégonie au deuxième degré. *Proc. verb. Soc. linn.*, Bordeaux, 1901.

⁽³⁾ C. COUSIN. De l'imprégnation de la mère (Télégonie) d'après les données actuelles de la zootechnie. *Th. fac. méd.*, Paris, 1904.

« aux imprégnations répétées, que, depuis un grand nombre d'années, les Juments de cette région reçoivent des Anes qui les fécondent. » Le même auteur cite l'observation de BERNARDIN ⁽¹⁾ relative à une Jument dont les deux premiers produits furent deux Mulets. Fécondée dans la suite par un étalon arabe très corsé elle mit bas successivement :

1° un poulain de formes irréprochables à allures très dégagées, dont les pieds seuls, rappelant ceux de la mère, laissaient à désirer ;

2° un poulain qui « offrait avec certaines atténuations tous les caractères du Mulet : la tête, la crinière, l'encolure, le dos, la croupe, les pieds serrés, les allures rétrécies et, par-dessus tout l'entêtement proverbial. »

Ces divers exemples posent nettement le problème, tout en mettant en valeur les données qui orientent la solution vers l'affirmative. J'ai choisi les exemples les plus classiques, les plus démonstratifs aussi. Que valent-ils ? Doit-on les accepter sans discussion ? Sont-ils l'expression de faits rigoureusement contrôlés et rigoureusement interprétés ? Imposent-ils la conclusion que le fœtus donne à sa mère la constitution de son père et que cette imprégnation devient la source de variations ?

En vérité, aucun des exemples cités n'échappe à la critique, et il semble bien au contraire qu'un examen précis conduise à donner de chacun une interprétation différente, qui ne sera pas la même pour tous.

Dès l'abord, il importe d'insister sur ce que les faits dans le sens de la télégonie ne résultent *jamais* d'expériences à déterminisme rigoureusement établi, ni même d'observations qui tiennent compte de toutes les conditions. Lorsqu'un éleveur parle de « race pure », il entend parler d'individus semblables qui, accouplés entre eux, donnent généralement et exclusivement des produits qui leur ressemblent. Par le terme de « race pure », l'éleveur désigne donc une race durable, mais durable seulement dans ces conditions, et il ignore complètement ce qui se passe en dehors de ces conditions. *A fortiori* l'ignore-t-il, si les animaux considérés n'appartiennent pas à l'une de ces

⁽¹⁾ BERNARDIN. La doctrine de l'imprégnation de la mère. *Journal d'agriculture pratique*, 1901.

« races pures » sélectionnées avec soin. De cette affirmation, les Souris blanches fournissent la meilleure preuve. Nulle « race » n'est plus durable. Accouplées entre elles, ces Souris donnent indéfiniment des descendants entièrement blancs. Et pourtant, leur uniformité comme leur durabilité dissimulent des différences notables qui se font jour dès qu'on accouple l'une de ces Souris blanches avec une Souris grise sauvage, ainsi que CUÉNOT l'a montré⁽¹⁾ ; rien n'est plus varié que la descendance de ces albinos, et souvent, si les accouplements n'étaient soigneusement surveillés, on serait tenté de conclure à la télégonie. L'explication réside, en réalité, dans la généalogie des Souris blanches ; or, on relève des faits analogues chez tous les animaux.

Dès lors, quand une Chienne braque française, couverte par un setter-gordon, puis par un setter irlandais, donne des produits qui diffèrent à la fois d'elle-même et de ce setter, avant de penser à l'influence d'une fécondation antérieure, il serait bon de renouveler les mêmes accouplements séparément avec des femelles vierges et d'origine bien connue. De même, lorsque la Jument de lord MORTON, donnée comme 7/8 de sang arabe, est saillie par un étalon arabe de sang pur, rien ne prouve que les zébrures et autres particularités dérivent du Quagga qui féconda la Jument pour la première fois ; elles peuvent aussi bien parvenir du croisement de cette Jument alezane avec un Cheval noir. Les zébrures, en effet, n'ont aucune importance : elles apparaissent assez fréquemment chez les Chevaux, sans qu'il y ait lieu de supposer l'intervention du moindre Zèbre. Du reste, DARWIN lui-même, qui admet sans réserve la télégonie à la fin du tome I^{er} de son ouvrage sur *Les variations des animaux et des plantes*, donne, au début du même volume, une série d'exemples montrant bien que les zébrures ne constituent pas une preuve valable. Tel est le cas d'un poney isabelle du Devonshire qui « portait une bande très apparente le long du dos, des raies transversales légères du côté interne des jambes et quatre bandes parallèles sur chaque épaule ; » dans le tome II, DARWIN considère ces bandes comme résultant du croisement de deux individus de couleur diffé-

(1) V. page 45.

rente, et comme traduisant un « retour ancestral ». Cette dernière hypothèse touche à une autre question, d'ailleurs insoluble ; en effet, nous ignorons complètement, et DARWIN le reconnaît, si les ancêtres des chevaux actuels étaient ou non rayés. L'important, sur le point qui nous occupe, est de savoir, et cela nous suffit, que la naissance d'un Cheval rayé n'est pas la preuve certaine que la Jument-mère a été antérieurement fécondée par un Zèbre.

A l'appui de cette affirmation, NATHUSIUS ⁽¹⁾ apporte un fait précis : une Jument bai-clair, cinq fois fécondée par un étalon pur-sang, en eut cinq poulains de même robe. Ultérieurement saillie par un Cheval gris pommelée, elle eut un poulain portant sur le dos, les épaules, la partie inférieure des membres, des raies plus nettes peut-être que celles des poulains issus de la Jument de lord MORTON.

Pas davantage on ne peut arguer de l'aspect de la crinière pour prétendre qu'un poulain a l'aspect d'un Zèbre. La crinière courte et dressée existe, en effet, dans bien des races de Chevaux, en particulier chez les poneys.

Ainsi, l'absence de données précises sur les ascendants des animaux examinés enlève toute valeur aux interprétations dans le sens de la télégonie. Les faits les plus « probants » en apparence perdent toute signification. Le cas rapporté par Lucien DANIEL ⁽²⁾, relatif à une Truie noire qui, fécondée par un Porc blanc, aurait ultérieurement donné des produits panachés, en est un exemple frappant. Chez bien des animaux, la panachure du pelage est une particularité constitutionnelle qui devient visible dans certaines circonstances ; en présence d'individus panachés, il faut penser à un phénomène de continuité héréditaire avant d'admettre un phénomène d'imprégnation. Tant que l'origine d'une « race pure » n'est pas très exactement connue, tant que cette « race » n'a pas été longuement étudiée au moyen d'une série d'expériences de contrôle, toute conclusion dans un sens ou dans un autre sera dépourvue de la moindre valeur.

Ce n'est pas tout encore. Dans une lignée quelconque peut apparaître, à un moment donné et sous diverses influences, une

⁽¹⁾ Cité d'après COUSIN.

⁽²⁾ Lucien DANIEL. *La question phylloxérique*. Bordeaux, 1908-1910.

variation morphologique plus ou moins importante : l'absence de cornes chez les Bovidés, — l'absence de queue chez les Chiens, les Chats, les Souris et les Rats, — la proencéphalie des Gallinacées, — les Moutons mérinos, — les Bœufs natos (tête de bulldog), — les Bœufs franqueros (cornes longues et spiralées) apparaissent ainsi sans que rien autorise à invoquer un phénomène de télégonie. Il faut donc toujours craindre une coïncidence de ce genre, lorsqu'on est en présence d'un fait unique que ne viennent corroborer aucune expérience ni aucune observation de contrôle.

Une dernière circonstance, enfin, peut se produire, capable de tromper un observateur de bonne foi. Je veux parler de la superfétation, de la possibilité, pour une femelle, d'être fécondée à quelques heures ou à quelques jours d'intervalle par deux mâles différents et de donner des petits, dont les uns proviennent du premier mâle et les autres du second. La réalité de la superfétation ne fait aucun doute chez le Chien. ENGELMANN, VON RATH, TORNIER et d'autres encore ont rapporté à ce sujet des faits précis. Chez les Equidés, on cite le cas remarquable de Juments saillies par un Ane, puis par un étalon, qui donnèrent naissance à un mulet et à un poulain « pourvus l'un et l'autre de leurs caractères spéciaux absolument tranchés »⁽¹⁾. On comprend aussitôt comment une superfétation méconnue peut être interprétée dans le sens de la télégonie. Et malgré la surveillance dont elles sont l'objet, une Vache, une Chienne, une Brebis peuvent fort bien être couvertes deux ou trois fois à bref intervalles à l'insu de l'éleveur.

En conséquence, toutes les observations positives de télégonie sont suspectes à des degrés divers, parce que, généralement incomplètes, conduites avec une insuffisante rigueur, elles n'éliminent pas une interprétation différente. Et, dès lors, on doit craindre qu'elles ne renferment une grande part d'imagination. Souvenons-nous, en effet, que les mêmes éleveurs qui réservent jalousement leurs femelles de race pure pour éviter l'imprégnation par un mâle de race commune, réservent avec le même soin les mâles de race pure pour éviter leur imprégnation par une femelle de race commune. Ils éprouvent

(1) CHAUVEAU. La doctrine de l'imprégnation. *Bull. de la Soc. nat. agric.*, 1901.

les mêmes craintes pour les deux sexes et les légitiment par des affirmations aussi péremptoires que mal fondées. COUSIN rapporte le trait suivant : « Un éleveur possède un Taureau normand pur et des Vaches normandes pures ; il a toujours des produits purs. Le Taureau saillit une Vache jersyaise et, immédiatement après, une Vache normande : cette dernière donne un produit normand croisé jersyais. » S'il est fort difficile de savoir ce qui a pu se passer, il est certain, en tout cas, que l'imprégnation du mâle par la femelle ne correspond à aucune possibilité en dehors d'une infection parasitaire. Et si, vraiment, le produit de la seconde Vache présentait des particularités insolites, non imputables à une saillie méconnue, il faut de toute nécessité penser à une variation sous une influence indéterminée.

Mais ne suffit-il pas de montrer la nécessité de cette interprétation dans le cas actuel, pour la légitimer quand il s'agit d'une femelle fécondée par deux mâles différents ?

Au même point de vue, il convient de rappeler que l'influence d'un premier accouplement a été admise chez les Oiseaux, spécialement chez les Pigeons et les Poules. Des Poules brahma, par exemple, fécondées par un Coq houdan auraient donné, beaucoup plus tard, avec des Coqs brahmas, des Poussins ressemblant à certains égards, au Coq houdan.

Devons-nous, dès lors, rejeter la télégonie sans autre examen, simplement en raison de l'insuffisance des preuves fournies ? Evidemment non. Des observations et des expériences précises sont, avant tout, nécessaires. Ni les unes ni les autres ne font actuellement défaut. Les plus anciennes datent de 1872, elles sont dues à SETTEGAST d'une part, à NATHUSIUS d'autre part.

Le premier rapporte l'observation de quatre Juments saillies par des Anes, puis par des étalons ; aucun des poulains ne présenta la moindre ressemblance avec un mulot et *leur descendance n'en présenta pas davantage*. Le second cite, entre autres exemples analogues, le suivant : une Vache d'Ayrshire eut, d'un Taureau sans cornes, un veau sans cornes ; tous les produits suivants, nés de Taureaux encornés, possédèrent des cornes.

Plus récemment, J. COSSAR-EWART⁽¹⁾ a entrepris une enquête sur la question. De 1896 à 1901, il a observé treize Juments, dont quatre servaient pour expériences de contrôle et neuf étaient successivement fécondées par un Zèbre et par un étalon ou vice-versa. Les résultats obtenus constituent un argument très grave contre la doctrine de la télégonie. Chez 8 Juments, en effet, la non-influence de la fécondation par le Zèbre est, *morphologiquement*, indiscutable, puisque aucun des poulains, nés après les hybrides ne porte de raies sous aucune forme. Seuls, les Poulains issus de la 9^e Jument, la Jument *Malatto*, fécondée par l'étalon **B**, puis par l'étalon **L** après la naissance d'un hybride, portent des raies. Sans doute, ces raies ne persistent pas ; néanmoins, elles ne manqueraient pas d'être exploitées en faveur de la télégonie, si J. COSSAR-EWART n'avait pratiqué des accouplements de contrôle. Or, 2 Juments vierges accouplées avec le même étalon **L** donnèrent, chacune, un poulain rayé, très analogues aux deux poulains de *Malatto*. L'influence du Zèbre devient, dès lors, plus que problématique pour ces deux derniers poulains, aussi bien pour celui qui est de l'étalon **L** que pour celui qui est de l'étalon **B**.

La descendance d'une autre Jument, la Jument *Nora*, mérite aussi une mention spéciale. Fécondée par l'étalon **W** avant toute intervention du Zèbre, elle donne un poulain qui, *richement rayé à la naissance, conserve trois raies permanentes sur l'épaule*. Saillie par le Zèbre, elle donne un hybride ; saillie ensuite par l'étalon **C** elle donne un poulain sans rayures. De nouveau fécondée, et à deux reprises, par le Zèbre, elle donne deux hybrides ; fécondée enfin par l'étalon **S**, elle donne une pouliche dépourvue de toute particularité la rapprochant d'un Zèbre. Ainsi, *le seul* poulain rayé dont on pourrait faire état en faveur de la télégonie est précisément le premier né de tous, alors que la Jument n'avait jamais été couverte par un Zèbre. Tous les autres poulains, puînés d'hybrides, ne présentent rien dans leur conformation qui ressemble à un Zèbre. Cet exemple montre une fois de plus avec quel soin il faut éviter, en cette affaire, d'attribuer aux coïncidences une valeur démonstrative.

(1) J. COSSAR-EWART. Experimental contributions to the theory of heredity *Transactions of the highland and agricultural Society of Scotland*, 1902.

Un autre fait doit encore être mis en relief. Il se pourrait qu'un poulain, sans ressemblance morphologique avec un Zèbre, eut, cependant, avec lui, une ressemblance constitutionnelle ; celle-ci se manifesterait, aurait du moins des chances de se manifester chez les descendants. Or, voici une expérience de COSSAR-EWART très significative : la Jument *Biddy*, couverte par un Zèbre, donne un hybride ; couverte ensuite par un étalon, elle donne une pouliche dépourvue de toute apparence de Zèbre. Saillie à son tour par un étalon, cette pouliche donne un Poulain absolument pur. Ce fait corrobore un fait analogue de SETTEGAST. Il convient d'ajouter que les « caractères » du Zèbre paraissent dominer ceux du Cheval, de sorte que les rayures et autres dispositions morphologiques doivent apparaître dès la première génération ; par suite, tout individu ayant exclusivement les formes et le pelage du Cheval doit être tenu pour un individu vraiment pur.

Du reste, une autre enquête, non moins importante, confirme pleinement toutes les données précédentes. FALTZ-FEIN et IVANOV⁽¹⁾ ont étudié la descendance de 7 Juments saillies par un Zèbre et par des étalons divers. En aucun cas les poulains nés après les hybrides du Zèbre n'ont présenté la moindre analogie avec le Zèbre. Deux des Juments se trouvaient, pourtant, dans les conditions les plus favorables pour être fortement imprégnées, puisque l'une a été fécondée cinq fois et l'autre trois fois par un Zèbre.

En dehors des Equidés, nous possédons des expériences également concordantes. FAELLI⁽²⁾ rapporte le cas d'une Truie de race Tomworth successivement fécondée par un mâle Tomworth, par un mâle Yorkshire et par un second mâle Tomworth. Tous les petits du mâle Yorkshire ressemblaient à leur père, de même que tous les petits du second mâle Tomworth.

COUSIN⁽³⁾, de son côté, a fait diverses observations. Une Chienne courante à poil ras fécondée par un griffon met bas des petits d'aspect varié. Couverte par un Chien courant à poil ras, elle donne un petit sans aucune ressemblance avec le grif-

(1) FALTZ-FEIN et IVANOV. *Soc. de biol.*, 1915.

(2) FAELLI. La Telegonia, impregnazione ed infezione della madre, a proposito d'una esperienza del Reul. *Moderno Zoiatro*, 1901.

(3) *Op. cit.*

fon. Une Chienne braque Saint-Germain saillie par un épagnéul donne des petits d'apparence plus ou moins métissée ; ultérieurement saillie par un Chien de sa race, elle a une portée de Saint-Germains *purs*. En ce qui concerne les Ovidés, COUSIN fait successivement couvrir des Brebis berrichonnes par un Bélier mérinos, puis par un Bélier berrichon : aucun des produits de ce dernier accouplement ne présente la moindre analogie avec le mérinos. Or, il est à remarquer que les métis *berrichon* $\times$ *mérinos* présentent des particularités rappelant nettement le mâle mérinos, ce qui revient à dire que le « caractère mérinos » domine, en quelque mesure, le « caractère berrichon » ; le premier devrait donc réapparaître dans les produits subséquents de la Brebis, si celle-ci était vraiment imprégnée.

J'en arrive aux expériences pratiquées par BOND ⁽¹⁾ sur des Lapins et des Rats blancs, par M^{lle} BARTHELET ⁽²⁾ sur des Souris blanches. BOND accouple une Lapine himalaya (blanche à pattes noires) avec un mâle sauvage, puis avec un mâle albinos. La première portée due à ce dernier renferme quelques individus de teinte grise ; mais les portées suivantes du même mâle ne donnent que des Lapins blancs, en dépit d'accouplements intercurrents avec le mâle sauvage. Les petits à teinte grise de la première portée du mâle albinos auraient-ils subi l'influence du mâle sauvage ? Il en est de cette teinte chez les Lapins comme des raies chez les Chevaux. Les Lapins de la race himalaya possèdent des pigments, puisque leurs pattes sont noires, et la vague teinte grise observée dérive de ce pigment, dont l'existence ne fait aucun doute, beaucoup plus sûrement que d'une influence problématique et qu'il s'agit précisément de mettre en évidence. Très fréquemment, le croisement d'un animal panaché avec un non-panaché donne des produits non-panachés, quelle que soit leur couleur, et c'est ici le cas. Du reste, n'est-il pas remarquable que la teinte grise ne se soit pas reproduite dans les portées suivantes, alors que les conditions favorisaient l'imprégnation.

Avec les Rats, BOND procède de la façon suivante : une

(1) C. J. BOND. Experiments bearing on the question of the inheritance of one group of acquired characters in plants and animals. *Trans. Leicester Lit. phil. Soc.*, 1899.

(2) Mlle BARTHELET. Expériences sur la télégonie. *C. R. Acad. Sci.* t. CXXXI, 1900.

femelle albinos est tout d'abord fécondée par un mâle brun ordinaire, puis par un mâle albinos : avec ce dernier, elle ne donne que des albinos.

M^{lle} BARTHELET s'y prend de la même manière avec les Souris blanches : couvertes en premier lieu par un mâle gris, elles le sont ultérieurement par un albinos et ne donnent que des albinos sans trace de gris.

Ces dernières expériences sur les Rongeurs n'ont, en réalité, aucune signification, ni pour, ni contre la télégonie, car elles renferment une cause d'erreur très importante. Nous avons vu, en effet, que les albinos (Rats et Souris) accouplés entre eux donnent indéfiniment des albinos, quelle que soit leur origine. Pour ma part, et après bien d'autres, j'ai accouplé des Souris blanches nées de noires avec des Souris blanches nées de grises, sans obtenir aucun descendant porteur d'un seul poil gris ou noir. En admettant donc comme réalisée l'imprégnation d'une Souris albinos par une Souris pigmentée, cette imprégnation ne se manifesterait probablement pas à la suite d'une fécondation par un mâle albinos : les résultats obtenus par BOND et par M^{lle} BARTHELET ne prouvent donc rien.

Le matériel Rats et Souris n'en est pas moins excellent pour l'étude de la télégonie. En effet, si accouplés entre eux, les albinos ne donnent que des albinos, il suffit de croiser ces albinos avec des pigmentés pour obtenir, à la deuxième génération, des produits variés et non comparables d'un albinos à l'autre. Toute expérience devra utiliser cette particularité, mais à la condition de connaître, par des essais préalables, la constitution des albinos.

Me fondant sur ces données, j'ai pris, ⁽¹⁾ d'une part, dix Souris blanches n'ayant dans leur ascendance ni noires ni panachées, d'autre part cinq Souris grises sauvages. Toutes ces femelles ont été couvertes une fois ou deux, suivant le cas, par un mâle noir taché de blanc, puis, après mise-bas, par un mâle gris, sauvage, de lignée connue. Dans ces conditions, si les femelles ont été imprégnées par le mâle panaché nous devons avoir, soit à la première, soit à la deuxième génération, des petits noirs ou

⁽¹⁾ E. RABAUD. Recherches sur la télégonie. *C. R. Acad. Sci.*, 1914.

panachés, ainsi qu'il arrive chaque fois qu'on accouple avec une Souris sauvage grise, une Souris blanche ou grise provenant d'un parent noir, uniforme ou panaché. Or, à la première génération due au mâle gris, sur une cinquantaine de produits je n'ai obtenu aucun noir ni aucun panaché ; tous étaient gris uniforme ⁽¹⁾ et ne montraient aucune trace du premier mâle.

Afin de pouvoir conclure, toutefois, il importait de tenir compte du fait de dominance ; il fallait de toute nécessité obtenir une deuxième génération d'hybrides. L'expérience donne un résultat tout à fait net : les descendants gris des couples dont les femelles avaient été fécondées par le mâle panaché ont donné des petits blancs ou gris, tous uniformes comme à l'ordinaire, pour ce qui concerne les couples *blanc* $\times$ *gris*, — tous gris pour ce qui concerne les couples *gris* $\times$ *gris*.

J'ai fait une autre expérience dans un sens un peu différent, partant de l'idée, émise par divers auteurs, que l'albinisme serait la conséquence d'une maladie infectieuse. Dans cette hypothèse, une femelle grise sauvage fécondée par un mâle blanc pourrait donner des albinos dans la suite, bien que fécondée par un mâle gris sauvage : les femelles soumises à ces essais n'ont pas confirmé les prévisions de l'hypothèse : les produits des couples *gris* $\times$ *gris* ont été constamment et uniformément gris.

Ces résultats sont tout à fait probants, puisqu'ils sont obtenus en tenant compte de toutes les conditions dans lesquelles peut se produire une disposition morphologique déterminée ou, d'une façon plus générale, un fait de continuité héréditaire directe ou indirecte. Il est certain que si les femelles avaient été imprégnées par le mâle panaché, l'imprégnation se serait manifestée, sinon à la première, tout au moins à la deuxième génération ⁽²⁾.

On objectera, sans doute, et on a objecté, que ces expériences, comme toutes celles qui ont trait à la télégonie, apportent sim-

(1) Une portée comprenait trois gris de teinte normale et deux gris très clairs. Il en a été question aux chap. II et III, pp. 50 et 75.

(2) Pendant l'impression de ce mémoire a paru une note de J. L. FRATER (La nature de la télégonie, *C. R. Soc. biol.* 19 juillet 1919) qui relate des expériences faites sur les Lapins avec la rigueur nécessaire pour écarter toute objection valable. L'auteur montre que ses résultats sont en opposition avec l'idée et le fait de la télégonie.

plement un fait négatif et ne prouvent rien, par suite, contre la possibilité de l'imprégnation. L'objection vaut, en principe ; elle ne vaut pas en la circonstance, et pour une double raison. D'abord, les accouplements bien conduits, réalisant toutes les conditions dans lesquelles la télégonie devrait se manifester sans discussion possible, donnent des produits exclusivement semblables à leurs parents véritables. C'est une donnée parfaitement positive que l'uniformité d'un pelage *dans tous les cas* où il pourrait être maculé ou rayé ; c'est même la seule donnée positive que l'on puisse opposer à la donnée contraire, la constatation d'un pelage maculé ou rayé. La seconde raison corrobore la première : *aucun* des cas présentés comme démontrant la télégonie ne supporte le moindre examen critique. Souvent il s'agit de renseignements de seconde ou de troisième main, fournis par des personnes peu familiarisés avec la méthode expérimentale — et tels sont, entre autres, les cas rapportés par DARWIN — ; toujours, l'origine des animaux observés est mal connue, et leurs accouplements ont été mal surveillés ; constamment planent des doutes fort graves qui empêchent de prendre au sérieux ces soi-disants faits positifs. A l'appui de la télégonie il n'y a donc rien de sérieux ; par ailleurs, n'est-il pas vain de prétendre que les résultats expérimentaux les plus explicites n'ont aucune valeur contre elle ? En définitive, nous sommes nécessairement conduits à conclure que la télégonie est un phénomène purement imaginaire : il n'y a d'hérédité que l'hérédité directe.

Logiquement du reste, et du point de vue de l'hérédité, on n'en saurait être surpris. Ne pouvait-on pas penser, *à priori*, que la question était, en fait, très mal posée ? Ne suffisait-il pas, pour y répondre, de chercher par quel moyen s'effectueraient l'imprégnation ?

Divers mécanismes ont été successivement proposés. Quelques-uns perdent toute valeur dans l'état actuel de nos connaissances. Ainsi en est-il de la fécondation incomplète des œufs mûrs admise par WEISMANN, de la persistance des spermatozoïdes dans un repli quelconque des voies génitales invoqué par CLAUDE-BERNARD. D'autres ne semblent pas satisfaisants. ROMANES, par exemple, pense que le sperme, après avoir pénétré dans

l'utérus, est absorbé par l'organisme maternel et exerce une influence sur les ovules non encore mûrs. Il ne paraît pas, à la vérité, que le sarcode ainsi absorbé joue un rôle très différent de celui que joue une substance quelconque. Ce sarcode n'intervient pas en tant que substance fécondante ; il ne parvient aux ovules, dans la mesure où il y parvient, qu'après avoir été remanié, il y parvient par l'intermédiaire des vaisseaux, de sorte que s'il s'ensuivait une modification, ce serait une modification quelconque, de même ordre que celle qui résulte de l'absorption d'une substance alimentaire banale ; elle ne pourrait être, sauf coïncidence bien peu probable, une modification rappelant la forme du mâle considéré.

La seule théorie qui reste, relativement, dans le domaine des faits, est celle de W. TURNER ⁽¹⁾, reprise par CORNEVIN ⁽²⁾, et que ce dernier exprime ainsi : « l'influence persistante d'un premier reproducteur ne tiendrait-elle pas à ce que la mère a été elle-même matériellement imprégnée de quelque chose lui appartenant, non par le sperme directement, mais par l'intermédiaire du fœtus ? Ne se pourrait-il pas que celui-ci possédât dans son sang des propriétés spéciales qu'il tient de son père, et que, s'échangeant avec celui de la mère, il agisse sur celle-ci comme un vaccin ? Le sang de la mère ainsi imprégné agirait sur les ovules à féconder ultérieurement, par un autre reproducteur. »

L'existence d'échanges entre les sangs maternel et fœtal est un fait acquis. Non seulement le passage des toxines de l'un à l'autre n'est pas niable, mais encore il se confirme qu'une sorte d'équilibre s'établit entre la constitution des deux sérums. L'expérience de CARLSON et DRENNON, confirmée par G. LAFON ⁽³⁾, en apporte une irréfutable démonstration. Ces expérimentateurs extirpent le pancréas d'une Chienne pleine, à la fin de la gestation : aucune trace de sucre n'apparaît dans les urines, tant que l'utérus renferme des fœtus vivants ; mais la glycosurie se manifeste aussitôt après l'expulsion du dernier petit. La quantité de sucre passe alors de 0 à 25 grammes dans l'espace de

⁽¹⁾ W. TURNER. L'hérédité. *Revue Scientifique*, t. I, 1890.

⁽²⁾ CORNEVIN. *Traité de Zootechnie générale*. Paris, Baillière, 1891.

⁽³⁾ G. LAFON. Sur le passage de la sécrétion interne du pancréas du fœtus à la mère. *Soc. de Biol.*, t. II, 1913.

48 heures. De toute évidence, le pancréas des fœtus a suppléé, de la façon la plus complète, le pancréas de la mère, ce qui revient à dire que la constitution du sang maternel était équivalente, à ce point de vue, à la constitution du sang fœtal : la première, en la circonstance, dérivait indubitablement de la seconde. Toutefois, cette équivalence constitutionnelle ne survit pas à la mise bas, car elle tient strictement aux échanges du sérum fœtal avec le sérum maternel. Le résultat de l'expérience ne permet pas d'aller au delà de cette constatation, et prouve seulement que l'influence du fœtus sur la mère, dans les circonstances observées, est une influence momentanée : à travers le placenta filtrent des produits solubles où passent des organismes parasites.

Nous voici, dès lors, en mesure de poser la question sur son vrai terrain. Elargissant l'interprétation de l'expérience, il faudrait, pour admettre la télégonie, qu'outre les produits divers résultant de l'activité de l'organisme, le sang contienne aussi les « caractères » de cet organisme, du moins les substances qui déterminent ces caractères, et que ces substances, transmises par le fœtus à la mère, deviennent des constituants permanents de celle-ci. Car tout est là, et l'imprégnation, telle qu'on la conçoit, se ramène à la transmission par le sang de « caractères » bien déterminés : rayures, coloration, forme des poils, absence ou présence de cornes, etc. C'est une croyance très ancienne et qui a passé dans le langage courant : « pur-sang », « demi-sang », « sang-mêlé »...., le sang a ainsi joué un rôle important dans les considérations sur l'hérédité. Et l'opinion était à ce point enracinée qu'elle servait d'argument contre la transfusion du sang. Alain LAMY, de Caen, prétendait en 1668, dans le *Journal des Sçavans*, « qu'il était à craindre que, transfusé, le sang de veau ne communique à l'homme la stupidité et les inclinations brutales de cet animal ». L'auteur se demande même ce que deviennent, dans les veines d'un homme, les particules de ce sang destinées, chez le veau, à produire les cornes.

Les théories actuelles sur les « caractères » et les « facteurs » se retrouvent là toutes entières. Il faut cependant aujourd'hui renoncer à pareille interprétation. Si elle correspondait, en effet, à une réalité quelconque, des phénomènes

télégoniques se produiraient avec une extrême fréquence, par le seul emploi de la sérothérapie. Du reste, les expériences ci-dessus relatées s'accordent avec l'ensemble de nos connaissances, pour démontrer que les particularités d'un animal ne se promènent dans son sang sous aucune forme. Aucune imprégnation n'est possible, si les substances constitutives du sarcode d'un œuf n'émigrent pas dans le sang maternel et ne reviennent ensuite se mêler au sarcode d'un autre œuf. Une telle migration n'a pas lieu. Et puisque, en outre, le sperme qui féconde le premier ovule n'imprègne pas directement les autres ovules, ce sperme ne saurait intervenir, d'une manière indirecte, par l'intermédiaire du fœtus à la constitution duquel il a pris part. Rejetons donc délibérément toute idée de transmission de caractères déterminés, conformation ou coloration de parties d'un mâle donné, aux descendants d'un autre mâle par l'intermédiaire d'une femelle.

S'ensuit-il qu'une première gestation soit sans influence sur les suivantes et ne puisse devenir l'origine d'une variation ? La question se présente alors d'une toute autre manière et se pose sur un autre terrain ; ce n'est plus de télégonie qu'il faut parler. Puisque des échanges ont lieu entre le fœtus et la mère, puisque ces échanges provoquent une transformation du sérum maternel suffisante pour suppléer, par exemple, à la sécrétion interne du pancréas, est-il vraisemblable que cette transformation disparaisse complètement après la mise-bas, que la constitution maternelle redevienne exactement ce qu'elle était avant la gestation ?

Evidemment non. Tout changement provoqué dans un organisme laisse nécessairement après lui des traces ; mais ces traces n'ont et ne peuvent avoir rien à faire avec le processus supposé de la télégonie. Sans aucun doute, l'organisme maternel se trouve, au cours de la gestation, dans des conditions de vie très différentes des conditions antécédentes, et de ces conditions résulte, nécessairement, une modification. Seulement, cette modification est aussi bien fonction de l'organisme maternel que des conditions dans lesquelles cet organisme se trouve ; le fœtus n'impose pas plus à sa mère sa propre constitution que la température n'impose aux organismes sur lesquels elle agit

la « constitution » du rayonnement calorifique. En fait, des échanges entre le fœtus et la mère résulte pour celle-ci un état nouveau, différant à la fois de son état antérieur et de l'état de son produit. Mais rien « n'imprègne » l'organisme maternel, à aucun degré et sous aucune forme ; le phénomène réel n'a donc aucun rapport avec le phénomène supposé : la femelle ne reçoit du mâle qui la féconde rien qui appartienne en propre à ce mâle ; la constitution de cette femelle ne devient, à aucun titre, l'image de celle de ce mâle. Il se produit ceci : la gestation entraîne chez la femelle une modification que nous devons supposer permanente en quelque mesure ; par suite, la femelle qui porte une seconde fois n'est plus la femelle qui a porté une première. Que les deux gestations soient du même mâle ou de deux mâles différents, les fœtus de la seconde n'évoluent pas dans des conditions entièrement semblables à celles dans lesquelles ont évolué le fœtus de la première ; bien mieux, l'évolution des ovules s'effectuant dans un organisme modifié en éprouvera le contre-coup.

La conclusion dès lors s'impose. Tout se passe comme s'il s'agissait de femelles distinctes, si bien qu'en admettant que le mâle ne change pas, les conditions de la fécondation changent ; l'hétérogénéité des produits change donc dans un sens ou dans l'autre, des variations peuvent s'ensuivre. Mais il s'agit, on le voit, d'un phénomène très général, sans le moindre rapport avec le préjugé populaire qu'est la télégonie. La possibilité d'une modification de l'hérédité directe par la fécondation n'est pas acceptable ; une variation peut simplement se produire comme conséquence d'un croisement antérieur, comme elle se produirait sous l'action de toute autre influence externe et de la même manière.

2. La greffe et l'hybridation asexuelle

Chez les végétaux, la question se pose d'une manière un peu différente. Deux processus distincts sont alors envisagés, qu'il faut examiner avec attention.

Lorsqu'une plante est fécondée par le pollen d'une autre espèce, la graine et le fruit qui en résultent ressemblent, d'or-

dinaire, à la graine et au fruit qui seraient issus d'une fécondation par le pollen de la même espèce. Or, parfois il arrive que le fruit a l'aspect du fruit de l'espèce à laquelle appartient le pollen, ou rappelle, tout au moins, cet aspect. Ainsi présenté, le phénomène n'a aucune importance au point de vue de l'hérédité ou de la variation. En admettant que l'ovule fécondé influe sur les tissus carpellaires, il ne s'ensuit pas une influence sur les produits *ultérieurs* de la plante. Cette influence n'a pas été démontrée d'une façon péremptoire. Seul, Jean DANIEL ⁽¹⁾ a publié un cas de Xénie héréditaire chez le Haricot. Si d'autres recherches confirmaient ces observations, il y aurait lieu de rechercher comment s'établit ce changement de constitution du pied mère. L'observation toutefois ne peut être acceptée sans réserve ; la réapparition des caractères paternels ne paraissent pas absolument évidents.

D'une façon générale, du reste, la Xénie serait très comparable aux phénomènes de variation que divers expérimentateurs obtiennent comme conséquence de la greffe ; le fruit xénié jouerait le rôle d'un greffon qui transmettrait, en partie, ses propriétés au sujet. La question n'est pas nouvelle. Mais c'est à Lucien DANIEL ⁽²⁾ que revient le mérite d'en avoir fait l'objet de recherches systématiques tendant à prouver que le sujet et le greffon réagissent l'un sur l'autre de façon à produire des rameaux différant, d'une manière ou de l'autre, des deux plantes unies. Le fameux *Cytisus adami* serait le premier hybride de greffe. Un écusson de Cytise pourpre greffé sur un Cytise des Alpes aurait donné un rameau assez semblable, par les feuilles, au Cytise des Alpes et produisant trois sortes de fleurs, jaune, pourpre et intermédiaire, les deux premières rappelant les parents et fertiles, les secondes stériles. Que ce *Cytisus adami* résulte d'une greffe, c'est ce qui ne paraît guère niable, car on n'a pas pu obtenir l'équivalent par hybridation sexuelle, la fécondation d'un Cytise par l'autre n'ayant donné, jusqu'ici, aucun résultat. Reste à savoir s'il s'agit d'une véritable hybridation asexuelle.

⁽¹⁾ Jean DANIEL, Hérédité des Xénies chez certaines races de haricots, *Revue horticole*, 1914, et aussi : *C. R. Acad. Sc.*, juillet 1912 et février 1914.

⁽²⁾ Lucien DANIEL, a) L'hybridation asexuelle ou variation spécifique chez les plantes greffées, *Revue générale de Botanique*, 1914 et 1915 ;

b) *La question phylloxérique*, op. cit.

Quelques autres cas ont été observés par la suite. Pour nombre d'entre eux, il s'agit de plantes panachées greffées sur une plante uniforme; le sujet aurait ultérieurement produit des rameaux à fleurs ou feuilles panachées. Tous ces cas doivent être éliminés, car la panachure des végétaux, comme MORREN ⁽¹⁾, le premier, l'a montré, n'est autre chose qu'une maladie inoculable : la soi-disant hybridation se ramène à une simple infection. Toutefois, la panachure n'est pas toujours en cause et divers expérimentateurs ont obtenu, par greffe, soit un mélange plus ou moins marqué de deux plantes, soit des variations indiscutables. Les recherches de Lucien DANIEL apportent, à cet égard, des faits nombreux et importants; suivant lui la *greffe mixte* est le moyen le plus pratique pour provoquer l'influence du sujet sur le greffon. Il décrit une grande quantité de variations ainsi obtenues sur la Vigne et d'autres végétaux. Les deux suivants sont particulièrement caractéristiques. En décapitant un Poirier, de façon à transformer une greffe ordinaire en greffe mixte, il provoque l'apparition, au niveau du bourrelet, de cinq pousses, dont trois sont hybrides de greffe. De même, il provoque l'apparition d'un hybride de greffe, au niveau du bourrelet, entre Epine blanche et Néflier.

D'autres expérimentateurs ont obtenu des résultats analogues. Le plus récent et le plus frappant est celui de F. LA MARCA ⁽²⁾. Des Oliviers Cannellina, à fruit blanc-ivoire, sont greffés sur un Olivier Caiazzani à fruit noir; trois arbres portent des fruits de deux sortes et, en particulier, des olives noires à la cime, c'est-à-dire sur le greffon; ou bien encore, de 3 rameaux issus d'un même point, l'un donne des fruits noirs et 2 des fruits blancs; les noyaux seraient intermédiaires.

Il va sans dire que des résultats de ce genre ne sont pas obtenus à tout coup, et que, dans bien des cas, sujet et greffon conservent leur autonomie. La greffe Soleil-Topinambour pratiquée par H. COLIN et Y. TROUARD-RIOLLE ⁽³⁾ est caractéristique à cet égard : l'inuline du Topinambour greffon ne pénètre pas dans le Soleil sujet; inversement, ce qui est plus caractéristi-

(1) MORREN, *Bull. Acad. Roy. Sc. Belg.*, 1869.

(2) Fernando LA MARCA, Un nouvel hybride de greffe, *C. R. Acad. Sc.*, 1918.

(3) H. COLIN et Y. TROUARD-RIOLLE, La greffe Soleil-Topinambour, *C. R. Acad. Sc.*, 1918.

que encore, le Topinambour sujet élabore de l'inuline à tous les niveaux aux dépens des sucres qui lui sont transmis par le Soleil greffon. Mais ces cas où les deux plantes demeurent autonomes n'excluent pas la possibilité, pour d'autres plantes, de se comporter d'une manière différente. La différence des résultats pourrait tenir à la différence des organismes, bien plutôt qu'à l'intervention d'une cause d'erreur dans les expériences.

Il convient donc d'établir une distinction entre les cas qui paraissent correspondre à une hybridation proprement dite, — la coaptation de deux aspects, — et ceux qui correspondent à un changement d'aspect, à une variation proprement dite : l'interprétation des deux cas n'est peut-être pas la même.

La coexistence de feuilles, de fleurs, de fruits différents sur un même rameau, ou la production par l'une des deux plantes de parties appartenant à l'autre ne signifie pas nécessairement que les sarcodes des deux plantes se soient confondus ; il peut n'y avoir que juxtaposition simple, à la suite d'une interpénétration des tissus, ainsi qu'il arrive dans les « Chimères ». Les deux sarcodes sont évidemment devenus solidaires l'un de l'autre, puisqu'ils puisent leur nourriture à une source commune et qu'ils lancent dans la même sève leurs produits élaborés, mais ils n'en demeurent pas moins distincts anatomiquement et constitutionnellement. Ils le demeurent d'autant plus que la membrane d'enveloppe qui entoure les cellules végétales met obstacle à une fusion des substances. Cette fusion, assurément, n'est pas tout à fait impossible, et il faut la tenir pour réalisable ; on conçoit qu'elle puisse s'effectuer au niveau des surfaces de contact ; néanmoins, elle n'est ni facile ni fréquente.

En dehors de cette fusion, les deux sarcodes ne peuvent agir directement l'un sur l'autre, mais seulement par l'intermédiaire de la sève, qui est leur milieu intérieur commun. L'influence exercée n'a rien alors de spécifique ; la sève ne renferme que des substances puisées dans le sol et les produits de l'activité des sarcodes ; elle ne renferme rien qui ressemble à la constitution même de ces sarcodes. Pas plus que le sang des animaux, elle n'est un assemblage de « caractères » ou de substances les déterminant. L'influence que les sarcodes peuvent

avoir l'un sur l'autre est une influence quelconque, de la nature de celles qu'exercent les milieux nutritifs en général.

Par là nous arrivons aux faits de variation proprement dite publiés par différents auteurs, tout spécialement par Lucien DANIEL. Ces faits ne sont pas niables et ce sera le vrai mérite de L. DANIEL d'avoir insisté à leur sujet, d'avoir mis en complète évidence le fait que la greffe détermine, soit sur le sujet soit sur le greffon, des changements marqués, des dispositions morphologiques qui diffèrent à la fois des deux plantes soudées. Toutefois, il n'est pas exact de dire que ces variations résultent d'une hybridation asexuelle et ne peuvent être produites que par cette influence. En réalité, les modifications observées à la suite d'une greffe peuvent être également provoquées par l'action d'un milieu de culture inaccoutumé. E. GRIFFON a montré par des exemples topiques que la greffe agit, en la circonstance, en tant que milieu nutritif nouveau et que les variations qui s'ensuivent sont comparables à celles que provoquent d'autres milieux nutritifs. En greffant l'Aubergine pondeuse (*Solanum melangena* var. *ovigerum*) à fruits ovales et blancs sur l'Aubergine écarlate à fruits côtelés et jaune orangé, il obtient quelquefois des fruits un peu côtelés et jaunâtres ou simplement jaunâtres ; mais les mêmes modifications se produisent aussi sur des plantes témoins, non greffées.

De même, l'Aubergine violette-longue greffée sur Tomate donne à Lucien DANIEL des fruits raccourcis et côtelés : GRIFFON a obtenu des variations semblables sur des pieds témoins non greffés. La persistance des intempéries, une invasion de *Phytophthora*, entre autres causes, engendrent des variations morphologiques comparables à celles qu'on observe sur les plantes greffées.

Il ne s'agit donc en aucune manière de croisement, de « coalescence des plasmas » ni rien qui ressemble à une action spécifique d'un organisme sur un autre : l'action des influences externes entre seule en jeu, l'organisme intervient comme intervient un milieu quelconque.

Mais, en vérité, convient-il bien de marquer cette distinction

(1) E. GRIFFON, Greffage et hybridation asexuelle. IV^e Conférence génétique internationale (1911), 1913.

entre l'interaction des organismes les uns avec les autres et celle de ces organismes avec les influences externes. Quelle que soit l'influence qui agira sur un organisme, fût-elle un autre organisme, cette influence appartient au monde extérieur, et c'est jouer sur les mots que de créer des groupes séparés. Quelles que soient les parties en présence, la séparation est d'autant plus arbitraire que l'interaction est, au fond, de même ordre. Il n'y a donc pas lieu de retenir une influence spécifique d'un organisme sur un autre, et moins encore le passage des caractères de l'un à l'autre et inversement.

DEUXIÈME PARTIE

INTERPRÉTATION GÉNÉRALE

CHAPITRE PREMIER

LES THÉORIES ET LES FAITS

Pour rendre compte des faits particuliers relevés au cours des recherches sur l'hérédité, des explications isolées, s'appliquant séparément à chacun d'eux, ne suffisent en aucune mesure. Il faut une interprétation générale, qui englobe tous les faits dans un même ensemble, les relie entre eux et s'applique exactement à tous, sans hypothèse complémentaire. Comprenant fort bien cette nécessité d'une théorie générale, les généticiens, depuis longtemps, ont tenté d'en établir une ; leurs efforts isolés ont abouti à deux conceptions principales que nous connaissons et qui se disputent actuellement la faveur des biologistes ⁽¹⁾.

Toutes deux, celle de BATESON, comme celle de MORGAN, procèdent indubitablement des vues de WEISMANN, en ce sens qu'elles font de la substance vivante un conglomerat de particules indépendantes, autonomes, interchangeableables, correspondant aux caractères morphologiques et les déterminant. A vrai dire, il n'existerait pas nécessairement autant de « facteurs » que de « caractères » comme le suppose WEISMANN ; suivant le cas, un seul facteur pourrait provoquer plusieurs

⁽¹⁾ V. Introduction, pp. 31 et suiv.

caractères ou, inversement, un seul caractère dépendrait de plusieurs facteurs. Mais ce n'est là qu'une divergence très secondaire qui laisse intacte la conception fondamentale.

1. Théories de Bateson et de Morgan

Cette hypothèse générale des facteurs étant donnée, nous avons vu comment BATESON en tire parti pour expliquer l'ensemble des faits observés. Sa théorie fournit-elle vraiment une explication plausible et satisfaisante du plus grand nombre des cas ?

Divers reproches lui ont été faits, en particulier par WELDON ⁽¹⁾ et plus tard par MORGAN. Celui-ci estime que BATESON confond « caractère » et « facteur », critique singulière pour qui a lu MORGAN et s'est rendu compte de la difficulté où l'on se trouve de séparer ces deux concepts, personne n'étant capable de dire, MORGAN moins que quiconque, où commence l'un et où finit l'autre. WELDON se place à un point de vue différent ; il oppose surtout les doctrines de MENDEL et celles de BATESON : tandis que MENDEL tenait compte à la fois des faits de dominance et de ceux de ségrégation, BATESON n'attribue aux premiers qu'une valeur secondaire et considère les seconds seuls comme essentiels, affirmant qu'ils témoigneraient de la pureté absolue des gamètes, les facteurs se retrouvant chez les descendants identiques à ce qu'ils étaient chez les ascendants. Cette objection de WELDON n'a vraiment aucune valeur. On ne peut faire grief à personne de s'écarter des vues émises avant lui, et si la théorie de BATESON améliorerait les conceptions de MENDEL, il faudrait incontinent l'adopter. Or, précisément, la critique que l'on y doit faire, c'est qu'elle n'apporte aucune clarté nouvelle. A elle seule, l'idée que la dominance résulte de l'absence d'un substrat matériel soulève des difficultés suffisantes pour montrer la faiblesse de la théorie.

Toutes les exceptions surgissent, en effet, aussitôt. Parfois, des couples d'individus récessifs donnent des descendants porteurs d'un caractère dominant, telles les Souris luxées donnant des

(1) W.-F.-R. WELDON, Mr. Bateson's revisions of Mendel's theory of heredity, *Biometrika*, t. II, 1902-03, p. 286.

Souris normales. Sans doute, l'école de BATESON imagine des facteurs inhibiteurs dont l'action combinée empêche le facteur dominant de se développer ; j'ai montré que cette hypothèse implique une notion singulière et inadmissible : l'état normal serait un état négatif résultant de l'absence de tous les états anormaux possibles. Au surplus, un seul facteur suffirait parfois, comme chez les Chiens anoures, pour réduire l'action du facteur dominant « présence de queue » : l'hypothèse ⁽¹⁾ devient alors tout à fait incohérente. Le facteur inhibiteur, en effet, n'exerce pas son action d'une façon constante ; dans la même portée naissent des Chiens anoures et des Chiens urodèles ⁽²⁾ : faudra-t-il donc imaginer un nouveau facteur qui excitera ou modérera le facteur inhibiteur ?

Tous les cas de dominance imparfaite soulèvent aussi de grandes difficultés, car ils impliquent forcément une absence ou une présence incomplètes du facteur principal, en même temps qu'un facteur limitant ou ne limitant pas la dominance.

A un autre point de vue, l'hypothèse des « facteurs épistatiques » contredit, dans une large mesure, l'hypothèse de l'absence de facteurs récessifs ou, d'une façon plus générale, l'hypothèse de l'allélomorphie. Si le gris, par exemple, peut influencer sur le noir, on se demande pourquoi il ne pourrait influencer sur le blanc, et pourquoi le blanc correspondrait à l'absence de gris, alors que le noir correspond à un substrat matériel. Dans l'un et l'autre cas, la ségrégation s'effectue de la même manière. L'une des deux hypothèses est certainement inutile et le fait que PLATE a cru devoir admettre une représentation matérielle pour le facteur récessif le prouve clairement.

Qu'il s'agisse, au surplus, d'allélomorphie ou d'épistase, de dominance pure ou d'inhibition, la théorie ne fournit aucune explication véritable des phénomènes ; elle se contente de les traduire en formules plus ou moins heureuses, avec le dessein proclamé de ramener, quoi qu'il arrive, tous les cas à la ségrégation par la pureté des gamètes. L'expédient des facteurs mul-

⁽¹⁾ L. PLATE, *Op. cit.*

⁽²⁾ Ph. DE VILLEMORIN, Sur le caractère héréditaire des Chiens anoures et brachyures, *C. R. Acad. Sc.*, déc. 1913.

tiples, que nous retrouverons ultérieurement, permet de soutenir cette thèse jusqu'au bout, en niant, contre l'évidence, la possibilité de la production d'intermédiaires vrais.

La théorie de MORGAN fournit-elle une explication meilleure ? Elle affecte, à coup sûr, les allures d'une hypothèse appuyée sur de nombreux faits d'expérience ou d'observation. MORGAN et ses collaborateurs procèdent par affirmations péremptoires et ne ménagent pas leur dédain pour quiconque ne partage pas leur point de vue. Peut-être intimident-ils ainsi les esprits sensibles à l'argument d'autorité ; mais ils n'ont aucune prise sur tous ceux qui, indifférents à une attitude autoritaire extra-scientifique, lisent attentivement l'exposé de la théorie. Ceux-ci constatent que si l'accumulation des faits dénote une grande capacité de travail, elle n'implique nullement une critique serrée dans l'interprétation. En plaçant les « facteurs » sur les chromosomes seuls, en les supposant enchaînés, les auteurs accumulent les difficultés et les erreurs de raisonnement. Localiser la substance héréditaire dans le noyau est encore, à l'heure actuelle, une simple hypothèse. Certaines données la soutiennent, d'autres la contredisent, et c'est commettre une pétition de principes que de bâtir toute une théorie sur une base discutable. D'ailleurs, le noyau serait-il vraiment la substance héréditaire exclusive, que la théorie de MORGAN se heurterait encore à des objections décisives.

Sans doute, tant que les accouplements s'effectuent entre organismes semblables ou ne différant que par un caractère, les processus courants de la division nucléaire rendent compte de la dissociation des formes, en admettant que les chromosomes maternels et paternels, réunis au moment de la fécondation, se séparent en bloc, lorsque l'individu qui en résulte forme ses gamètes. La disjonction des facteurs d'un couple allélomorphe s'effectuera nécessairement dans ce cas, puisque chacun provient de l'un des parents. Il n'en va plus de même lorsque les individus accouplés diffèrent par plus d'une particularité. Alors se produit ce chassé-croisé des caractères, qui semble inexplicable, si leurs facteurs sont liés à un chromosome et si ce chromosome conserve son individualité. L'hypothèse du *crossing-over* donnerait une explication plausible ; elle a pour point de départ

l'hypothèse, acceptée comme un fait, de la copulation parallèle des chromosomes paternels et maternels.

Jouer avec les difficultés et abuser du cercle vicieux ne suffit pas pour donner une vue exacte du mécanisme de l'hérédité, ni pour résoudre le problème de l'hérédité lui-même ⁽¹⁾. En dépit de ces prétentions d'une excessive puérilité tout reste en question ; le phénomène de dominance ne fait l'objet d'aucune induction positive, ni davantage la nature des facteurs.

Outre que la localisation *exclusive* de la substance héréditaire dans le noyau reste en discussion, les facteurs eux-mêmes ne sont encore qu'une hypothèse ; l'enchaînement de ces facteurs en file linéaire sur les chromosomes en est une troisième qui n'a d'autre soutien que les deux premières et ne répond, du reste, à aucune nécessité. A. H. TROW ⁽²⁾ montre, de plus, que les calculs au moyen desquels MORGAN détermine la place des facteurs sur les chromosomes n'auraient de valeur que si tous les chromosomes de tous les noyaux des hybrides se comportaient de la même manière. Comme une pareille concordance n'a que de très faibles chances de se produire, les pourcentages dont MORGAN fait état n'ont pas nécessairement la signification qu'il leur attribue.

Se plaçant à un autre point de vue, K. FOOT et E. C. STROBELL ⁽³⁾ insistent, à deux reprises, à propos d'un cas particulier, sur l'impuissance de la théorie à expliquer certains faits. Relevant la longueur de l'organe copulateur de deux Insectes hémiptères (*Euchistus variolarius* et *E. ictericus*), ces auteurs obtiennent 69 nombres différents. Si chacun d'eux appartient à une unité spéciale et autonome, comment ces 69 unités se logeront-elles sur 14 chromosomes. Et si, tenant compte des fluctuations

⁽¹⁾ The mechanism of heredity has, I think, been discovered — discovered by a flash intuition but as the result of patient and careful study of the evidence itself.

With the discovery of this mechanism I venture the opinion that the problem of heredity has been solved (T. H. MORGAN, *A critique of the theory of evolution*, p. 144).

⁽²⁾ A. H. TROW. A criticism of the hypothesis of linkage and crossing-over. *Journal of Genetic*, V, 1916.

⁽³⁾ Katharine FOOT and E. C. STROBELL. a) Results of crossing two hemipterous species with reference to the inheritance of two exclusively male characters. *Journ. linn. Society London Zool.*, XXXII, 1915. — b) Results of crossing *Euchistus variolarius* and *Euchistus ictericus* with reference to the inheritance of two exclusively male characters. *Biological Bulletin*, mai 1917, p. 322.

possibles, on réduit arbitrairement le nombre des unités, encore faudrait-il les placer sur un seul chromosome. Ce serait, en l'occurrence, le chromosome sexuel ; mais celui-ci devrait également porter le facteur d'un autre caractère, la tache génitale : or, les variations de la tache et de l'organe copulateur ne sont nullement liées. Le « crossing-over », concluent FOOT et STROBELL, n'est qu'un argument sans solidité. Il convient d'ajouter que si le « crossing-over » explique la coïncidence très fréquente de certains caractères, les processus de développement, dont l'école de MORGAN ne tient pas un compte suffisant, donnent une explication beaucoup moins hypothétique du phénomène.

Ce n'est pas tout encore. Au gré de cette théorie, les deux extrémités d'un chromosome ne se comporteraient pas de la même manière. Le maximum de fréquence des échanges porterait sur l'une et le minimum sur l'autre. Or, entre deux parties symétriques, placées dans des conditions très analogues, une telle différence est inadmissible. Tout indique que la fréquence doit être la même pour les divers points symétriques, qu'elle croît du milieu vers l'une ou l'autre des extrémités. Enfin, des anastomoses s'établissent normalement entre chromosomes voisins, et *quelconques*, à la phase synapsis : ce fait laisse planer des doutes sur la persistance de l'individualité et permet de craindre que les échanges qui s'effectueraient au moment de la « copulation », loin d'avoir lieu entre parties homologues, n'aient lieu entre parties *quelconques*.

Ainsi, même en acceptant l'hypothèse de la conjugaison parallèle des chromosomes paternels et maternels, la théorie soulève de très graves objections. Mais il en est une autre, plus grave encore, tout à fait décisive : la conjugaison parallèle ne se produit pas. Dès 1905, FARMER et MOORE affirment que l'idée de la copulation parallèle repose sur une interprétation inexacte de la division longitudinale des chromosomes. MÈVES, en 1908, reprend à son compte la même critique. Au dire de ces auteurs, l'erreur consiste à méconnaître le moment où débute la division longitudinale et à prendre cette division pour un accollement. Les recherches d'Armand DEHORNE mettent fin à

(¹) Armand DEHORNE. Recherches sur la division de la cellule *Arch. zool. exp. et gén.*, 1911.

toutes les incertitudes. Elles montrent, avec la plus grande netteté, que les deux chromosomes qui ont l'air de s'accoupler sont les deux moitiés d'un même chromosome, demeurant constamment unies, passant ensemble dans le même noyau-fille et, par suite, n'échangeant jamais rien entre elles. Ces deux moitiés s'entortillent bien l'une autour de l'autre, comme l'ont vu JANSSENS, GRÉGOIRE et von WINIWARTER, mais cet entortillement n'a et ne peut avoir aucune importance au point de vue de l'hérédité, puisque les parties entortillées dérivent l'une de l'autre et sont constituées de la même manière. L'erreur des cytologistes, qui ont cru au rapprochement de deux chromosomes étrangers l'un à l'autre, vient de ce qu'ils n'ont pas suivi la fissuration longitudinale depuis le début. Elle apparaît peu de temps après la séparation des anses, au moment où le noyau qui vient de se diviser se reconstitue ; elle prépare les anses-filles pour la deuxième mitose qui suit celle où elle se produit. Dès le moment où se prépare la mitose qui les séparera, chaque chromosome du nouveau noyau est formé de deux filaments géminés qui s'étirent, s'amincissent et se ramifient ; les ramifications des uns rencontrent celles des autres, et se soudent si bien que les chromosomes semblent disparaître, se mélanger et se fusionner. Mais « à travers les allongements, les étirements et les changements de position des branches, les couples d'anses ont conservé leur réalité », chacune des moitiés se reconnaît à la présence d'un mince filament très visible. Lorsqu'une nouvelle division se prépare, les anastomoses disparaissent et la substance chromatique se concentre autour de ces filaments, les anses jumelles reprennent leur aspect initial, elles se rapprochent l'une de l'autre, parfois elles s'enroulent plus ou moins l'une autour de l'autre, puis elles se séparent à nouveau, tandis que le cytoplasme lui-même se divise. A aucun moment, on n'assiste à la mise en contact suivant leur longueur de deux chromosomes primitivement distincts. Bien au contraire, les chromosomes d'une même cellule gonadiale demeurent répartis en deux groupes équivalents, considérés par divers auteurs comme représentant d'un côté, les éléments paternels et de l'autre, les éléments maternels. L'opposition de ces deux groupes d'éléments n'a lieu qu'au cours des processus de la première division de maturation ; les chromosomes s'opposent

alors deux à deux par leurs extrémités, demeurent ainsi en contact pendant un certain temps et forment un anneau ; puis ils se séparent sans s'être jamais rapprochés davantage, et passent dans des gamètes différents, sans avoir pu procéder au moindre échange. (Fig. 18).

Du même coup, la théorie de MORGAN perd sa base essentielle. L'impossibilité où sont les chromosomes de s'enrouler l'un sur l'autre, de s'accoler en des points variés de leur longueur, supprime tout l'échafaudage de l'enchaînement des facteurs et de la substitution d'une série de facteurs à une autre. De ce système péniblement construit, de ce mécanisme soi-disant fondé sur l'observation directe, il ne reste donc *rien*.

2. Les facteurs multiples

En conséquence, aucune des deux théories proposées ne rend compte des faits. Un point néanmoins reste à discuter. Toutes deux, en effet, en dépit de leurs divergences, se rencontrent pour admettre, sans discussion, le principe de la théorie des facteurs. Considérant les « facteurs » comme indivisibles et non miscibles, elles voient dans la ségrégation le processus essentiel de l'hérédité. Or, divers faits, qu'on ne saurait taxer d'exceptionnels en raison de leur nombre, indiquent que le croisement de deux organismes différents donne naissance à un troisième, d'aspect intermédiaire, qui passe à la descendance dans la suite des générations. Outre les faits publiés par MENDEL lui-même, outre le résultat de l'accouplement *Nègre* $\times$ *blanc*, on sait que le croisement de végétaux de taille différente donne des individus de taille intermédiaire à la première génération et aux suivantes ⁽¹⁾. J'ai signalé la Luzerne à fruits en faucille qui, croisée avec la Luzerne à fruits en spirale, donne une Luzerne à fruits annulaire, et se perpétue ainsi. Et je viens enfin de donner des exemples indubitables d'intermédiaires constants, montrant par surcroît que la panachure, sous ses divers aspects, appartient à cette catégorie.

Nous avons vu comment la théorie des facteurs multiples de

⁽¹⁾ W. E. CASTLE. Pure lines and selection. *Journal of heredity*, 1914.



Fig. 18. — A. Dédoublément et enroulement des chromosomes.
B. La prétendue copulation parallèle (d'après DEHORNE).

LANG et EAST essaye de concilier l'existence de ces intermédiaires constants avec une ségrégation rigoureuse. L'hypothèse repose précisément sur l'idée que tout phénomène héréditaire se ramène coûte que coûte à la ségrégation, parce que l'organisme renferme des unités héréditaires indépendantes et autonomes. Quant aux faits, ils ne cadrent avec elle que dans la mesure où le nombre des facteurs supposés serait suffisamment grand. A la faveur d'un nombre incalculable de combinaisons, tout devient aisément explicable. Mais ce nombre reste à l'état de pure supposition, tandis que la comparaison des individus F_1 et F_2 ne met pas en évidence des différences très frappantes. L'hypothèse, en réalité, ne repose sur aucun fondement véritable. Si elle rend compte, à la rigueur, de cas très simples, ces mêmes cas s'expliquent autrement, et avec plus de vraisemblance, comme nous le verrons. Dans bien d'autres cas, l'hypothèse est simplement déconcertante. J'ai montré, par exemple, que certains couples de Souris *gris* $\times$ *noir* donnent soit des produits gris et noirs, soit des produits de teintes variées allant, en série continue, du gris au noir ; or, il semble bien difficile d'admettre, nous l'avons déjà remarqué, une multiplication soudaine des facteurs. C'est cette explication, pourtant, que l'école de MORGAN ⁽¹⁾ adopte pour le cas des Drosophiles noires et des Drosophiles ébène. Accouplées séparément avec d'autres variétés, ces Drosophiles se comportent suivant le mode *Pisum* ; accouplées ensemble, elles donnent en F_1 des Mouches grises, et en F_2 une série d'intermédiaires entre le gris et le noir. La raison ? C'est qu'il existerait, déterminant une teinte sombre, au moins 7 facteurs dont la mise en jeu produit les séries observées. Fort bien ; mais comment expliquer alors que le noir ou l'ébène se comportent séparément comme un facteur simple, et se transforment en facteurs multiples dès qu'ils sont mis dans le même zygote ? L'école de MORGAN ne s'inquiète pas de cette difficulté, pourtant majeure, et qui suffirait à elle seule pour écarter l'hypothèse de l'homométrie ; la difficulté est d'ailleurs plus grande encore, quand il s'agit d'expliquer une même transformation de cet ordre pour un seul et même couple de Souris *gris* $\times$ *noir*.

(¹) MORGAN, STURTEVANT, BRIDGE, MULLER. *Op. cit.*, p. 182.

Cette objection n'est pas la seule : en voici une plus grave encore : l'hypothèse constitue une grave erreur de raisonnement. En effet, la formule attribuée par LANG aux longueurs d'oreilles chez les Lapins,

$$LL \times ll = Ll$$

pourrait être exacte, si les symboles **L** représentaient le même facteur ; or, l'hypothèse consiste précisément à dire qu'il existe deux facteurs distincts, et de même pour les symboles **l**. Par suite, chaque gamète parent doit renfermer à la fois les deux « facteurs » **L₁L₂** ou **l₁l₂**, et non pas un seul, tout comme les gamètes de Pois à graines rondes et albumen jaune contiennent nécessairement un facteur pour la couleur de l'albumen et un autre pour la forme des graines. On ne conçoit pas de graine qui n'ait pas de forme ou dont l'albumen n'ait pas de couleur ; on ne peut pas concevoir davantage d'oreilles longues qui soient dénuées des éléments de leur longueur. Donc tous les gamètes de Lapins à oreilles longues renferment **L₁** et **L₂** et tous ceux de Lapins à oreilles courtes renferment également **l₁l₂**. En unissant les deux sortes de gamètes on a :

$$L_1L_2 \times l_1l_2 = L_1L_2l_1l_2$$

formule qui se superpose à toutes les autres, et d'où il ressort que les Lapins issus du croisement devraient avoir les oreilles longues ou courtes, suivant que **L₁L₂** domineront ou seront récessifs. On ne peut expliquer le fait des oreilles intermédiaires qu'en considérant l'une des unités **L** comme dominante et l'autre comme récessive, ou en admettant une dominance incomplète de chacune d'elles. Les facteurs multiples ne suffisent donc pas à expliquer l'aspect intermédiaire. Et le plus curieux, c'est qu'ils ne l'expliquent même pas, quand il y a en **F₂** une incontestable ségrégation. En effet, la formule relative à *Mirabilis jalapa* n'est pas moins fausse que la précédente. **RR** $\times$ **rr** ne donne pas simplement **Rr**, mais bien **RRrr** qui exprime la couleur rouge plutôt que la rose, puisque **R** serait dominant. Bien mieux, ces hybrides seraient des dihybrides et donneraient par conséquent, en **F₂**, 16 combinaisons différentes dont 5 renferment plus de rouge que de blanc, 6 rouge et blanc à

parties égales, 4 plus de blanc que de rouge et 1 exclusivement du blanc, ce qui ne correspond pas aux faits.

Enfin, il faut reconnaître, que les oscillations constatées en F, ne se produisent pas toujours. Mes Souris gris foncé et jaune gris, sans parler de toutes les autres panachées, sont des intermédiaires constantes et se comportent comme telles au cours de plusieurs générations.

En définitive, l'hypothèse des facteurs multiples n'est qu'une manière verbale de déguiser le « mélange » morphologique. Au lieu d'admettre franchement ce mélange, sous l'influence directe de la fécondation dans certaines conditions, les généticiens préfèrent imaginer un grand nombre de facteurs semblables et croient ainsi maintenir le dogme de l'intégrité des facteurs en maintenant celui de la ségrégation. Mais le subterfuge est simplement puéril : pour nier la fragmentation, la « contamination », ou tout autre processus analogue, sous l'action des circonstances, ils conçoivent une fragmentation préalable... On amuse les enfants avec l'histoire de Gribouille qui se jette à l'eau pour éviter de se mouiller ⁽¹⁾.

3. L'hypothèse fondamentale des facteurs héréditaires

En fin de compte, nous restons en présence de l'hypothèse initiale des unités héréditaires, des facteurs indépendants, point de départ des théories que nous venons d'examiner. Les théories pourraient être fausses et leur point de départ néanmoins valable. Nous devons donc rechercher si la conception des « facteurs » constitue un fondement nécessaire à l'explication de l'hérédité ou, ce qui revient au même, si elle correspond, en quelque mesure, à la constitution et au fonctionnement de la substance vivante.

L'hypothèse, à vrai dire, procède de vues strictement morphologiques. Elle se borne à supposer l'organisme décomposable en parties indépendantes, et à imaginer des agents spéciaux

⁽¹⁾ MORGAN reconnaissait en 1906 que l'hérédité alternative et l'hérédité intermédiaire ne diffèrent pas en principe (Are the Germ cells of mendelian Hybrids « Pure » ? *Biologisches Centralblatt*). Depuis, il a marqué une évolution très nette vers une conception plus éloignée des faits.

pour la production de ces parties, sans se prononcer sur la nature même de ces agents. Elle se confond avec l'ancienne conception des gemmules, émise par DARWIN. En dépit de quelques divergences superficielles, c'est la même idée fondamentale, la même manière de comprendre la substance vivante. Les statistiques de MENDEL lui ont simplement fourni un regain de nouveauté, avec quelques données morphologiques, sans aucune précision véritable. MENDEL parlait de « caractères », ne voyant dans ce mot que l'expression des apparences observées ; ses successeurs parlent de « facteurs » et prétendent procéder, d'une manière très indirecte, à l'analyse de la matière vivante. En réalité, les facteurs ressemblent aux déterminants de WEISMANN ; leur nombre se multiplie, la signification de chacun d'eux change autant que l'exigent les faits morphologiques ou les proportions numériques. Quant à leur essence, les auteurs ne s'expriment que d'une manière vague, au point que l'on se demande parfois si ces « facteurs » ne sont pas étrangers au sarcode. JOHANNSEN ⁽¹⁾ avance que l'idée de « facteur » est plus chimique que morphologique ; BATESON ⁽²⁾ attribue à ces particules des propriétés analogues à celles des ferments, tout en admettant qu'elles ne sont pas nécessairement des substances physiologiques. MORGAN suggère qu'elles pourraient bien être des molécules chimiques. PLATE appelle propriétés héréditaires celles qui résultent de l'action des « facteurs » sur le sarcode, d'où il suit que ces « facteurs » ne font pas partie intégrante de ce sarcode. PUNNETT exprime une idée analogue ; reconnaissant que la nature des « facteurs », les conditions dans lesquelles ils existent dans les gamètes sont tout à fait obscures, il admet qu'ils sont « superimposed on a basis » que n'atteint pas notre analyse ⁽³⁾. Dans tous les cas, les propriétés attribuées aux facteurs s'accordent rarement avec celles de la matière vivante ; les comparer aux ferments n'est pas une solution, car un ferment implique l'élément qui le produit.

Au demeurant, les auteurs insistent peu ; une hypothèse à ce sujet ne leur semble pas indispensable, pas plus que la con-

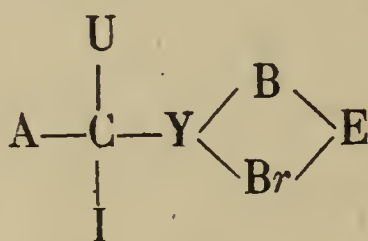
⁽¹⁾ W. JOHANNSEN. Mutations dans les lignées pures de Haricots et discussion au sujet de la mutation en général. *IV^e Conf. intern. de Génétique*, 1911 (1913).

⁽²⁾ BATESON. *Op. cit.*

⁽³⁾ R. C. PUNNETT. *Mendelism*, 4^e édition, 1912, p. 39 et 130.

naissance vraie, l'analyse directe de la matière vivante, ni davantage une idée directrice conduisant à une conception bien assise. En vérité, la conception est strictement morphologique ; les facteurs ne sont que des unités conventionnelles, à la fois par leurs propriétés et par leur nombre ; chaque auteur les entend au gré de ses observations.

Les généticiens, toutefois, s'accordent sur quelques points. Ils attribuent aux facteurs une double qualité : l'indépendance de chacun d'eux vis-à-vis des autres, leur action spécifique au sens absolu. Transportés d'un organisme dans l'autre, chacun agirait comme s'il était seul et produirait toujours le même effet ; des organismes très différents renfermeraient les mêmes « facteurs ». Les facteurs se comporteraient un peu comme les atomes, et même, le plus grand avantage de la théorie factorielle serait d'être, en biologie, l'équivalent de la théorie atomique en chimie. CASTLE va jusqu'à imaginer la structure factorielle des gamètes sur le modèle de la structure moléculaire des corps ; il établit, par exemple, la formule pigmentaire du Lapin gris de la façon suivante :



A étant un facteur de distribution de couleur, **C** le déterminant de la couleur, **U** l'uniformité de la coloration du pelage, **I** l'intensité de la coloration, **E** l'extension de la coloration, **Y** le jaune, **B** le noir, **Br** le brun. La disparition de l'un de ces facteurs, ou son remplacement par l'un de ses antagonistes (**S** déterminant l'apparition de plaques blanches, s'opposant à **U**, ou **R** réduisant l'extension et s'opposant à **E**) changerait aussitôt l'aspect extérieur. L'absence de **A** donne un Lapin noir ; la substitution de **R** à **E**, un Lapin jaune, parce que l'extension du noir est réduite ; la disparition de **C** donne un Lapin blanc, etc. CASTLE prétend expliquer ainsi les divers modes de ségrégation. Mais la prétention ne repose absolument sur rien ; la disposition « stéréochimique » appartient au domaine de la

(¹) CASTLE. *Op. cit.*, 1909.

fantaisie pure ; aucune donnée, morphologique ou autre, ne fournit la moindre indication de cet ordre.

D'une façon plus générale, d'ailleurs, le soi-disant parallélisme de la théorie factorielle et de la théorie atomique se réduit à un amusant jeu de mots. Pour n'être qu'un symbole, la notation atomique correspond néanmoins à tout un ensemble de données précises, touchant des corps isolables, pour le plus grand nombre, et dont les propriétés multiples ont fait l'objet de recherches directes. La notion d'atome, elle-même, repose sur des mesures précises ; la position assignée aux atomes dans une molécule se déduit de données bien établies, et l'idée qu'un simple changement de position détermine un changement de propriétés de l'ensemble ressort d'expériences souvent renouvelées.

Notre connaissance des phénomènes héréditaires n'atteint pas encore ce degré de précision. Que ces phénomènes aient un fondement chimique, c'est ce dont nul ne peut douter ; que les facteurs se ramènent, en dernière analyse, à des éléments chimiques, nous avons toutes raisons de le penser. Seulement nous ignorons presque tout des propriétés de ces éléments relativement à la constitution des organismes, à la détermination de leurs particularités morphologiques. Nous ne possédons d'autres renseignements que les apparences, et les formules fondées sur ces apparences ont la valeur qu'auraient des formules chimiques établies d'après la forme des cristaux ou leur coloration. On en arrive alors à penser que les mêmes corps produisent toujours les mêmes effets, quelle que soit la combinaison dans laquelle ils entrent : l'hydrogène ferait de l'eau en s'unissant avec n'importe quel corps. PLATE ne recule pas devant cette absurdité : le même facteur déterminerait la panachure dans des organismes différents ; si la panachure varie, c'est que le « facteur » lui-même a varié au cours du développement phylétique ⁽¹⁾, MORGAN, il est vrai, admet qu'un facteur peut changer, mais les exemples qu'il donne reviennent à peu près à dire : l'hydrogène forme toujours de l'eau, seulement cette eau est gazeuse, liquide ou solide, suivant le cas ⁽²⁾.

Comparer les « facteurs » aux atomes, et prendre argument

⁽¹⁾ PLATE. *Op. cit.*, p. 451. Cela peut s'exprimer ainsi : si l'hydrogène ne fait pas toujours de l'eau, c'est qu'il a varié au cours du temps.

⁽²⁾ MORGAN, STURTEVANT, MULLER and BRIDGE, *Op. cit.*, p. 46.

de ceux-ci pour prouver l'existence de ceux-là n'a donc aucune signification. On n'ajoute pas, dans une formule, des atomes au petit bonheur, on ne leur attribue pas des propriétés de pure convention : à leur sujet l'accord est complet, car il résulte de l'interprétation nécessaire d'un très grand nombre de faits.

Pour les facteurs, rien de tel. Conçus en fonction de pures apparences, ils expriment simplement notre interprétation des formes extérieures et la manière dont nous décomposons arbitrairement ces formes en parties distinctes. Aussi, chacun analysant et interprétant autrement que le voisin, les auteurs ne s'entendent guère. L'école de MORGAN⁽¹⁾ reproche à celle de BATESON de confondre les caractères avec leurs facteurs, car admettre l'absence d'un facteur reviendrait à conclure de l'absence du caractère à celle du facteur, alors qu'on ignore la nature des relations entre « caractères » et « facteurs ».

La critique, du reste, équivaut à un aveu et retombe sur son auteur, car MORGAN, comme BATESON, ne cesse d'apprécier des caractères et d'imaginer des facteurs en conséquence de cette appréciation. Le plus grave est que les formules de BATESON aussi bien que celles de MORGAN, quoique différant par le nombre et la signification des symboles, rendraient également compte des mêmes faits d'observation. S'agit-il, par exemple, d'« expliquer » le résultat du croisement des volailles dont les unes ont une crête simple, les autres une crête en rose, en pois ou en châtaigne ? L'école de BATESON admet la notation :

R = présence du facteur pour la crête en rose, **r** son absence.

P = présence du facteur pour la crête en pois, **p** son absence.

S = le facteur de la crête simple,

et l'on a les formules suivantes, construites d'après le résultat des croisements :

$$\text{Rose} = \mathbf{RpS}$$

$$\text{Pois} = \mathbf{rPS}$$

$$\text{Châtaigne} = \mathbf{RPS}$$

$$\text{Simple} = \mathbf{rpS}$$

dans lesquelles **R** domine **P** et **S**, **P** domine **S**.

L'école de MORGAN, de son côté, admet les facteurs **P** et **R**,

⁽¹⁾ *Ibid.*, p. 220.

et attribue à **p** et à **r** un substrat matériel ; par contre, elle remplace le facteur **S** (crête simple) par un facteur **C** (et son alléomorphe **c**) qui détermine la production d'une crête. Il vient donc :

Rose = **Rpc**

Pois. = **rPC**

Châtaigne = **RPc**

Simple = **rpc**

plus une cinquième combinaison

rpC

d'un sens peu clair. Si nous analysons en détail ces dernières formules, nous trouverions matière à de nombreux sujets d'étonnement, nous nous demanderions, par exemple, ce qu'est l'alléomorphe du facteur qui détermine une crête, et comment une crête peut exister en l'absence du facteur qui la détermine. Mais ne suffit-il pas d'opposer les deux séries de formules pour souligner le verbalisme de la conception factorielle ?

Pour l'apprécier complètement, il faut cependant encore montrer comment, en se pliant à toutes les circonstances avec une excessive facilité, cette conception perd nécessairement toute valeur. J'ai précédemment parlé des facteurs d'inhibition, en indiquant tout le parti que les généticiens en tirent dans les cas les plus disparates. Tantôt un seul suffit, tantôt deux sont indispensables pour soutenir des interprétations laborieuses ; c'est le facteur **K** qui empêche le facteur dominant de dominer, comme chez les animaux à queue courte ; tantôt ce sont deux facteurs dont la conjonction fait apparaître une disposition morphologique normale, comme si l'état normal était une sorte d'état négatif, résultant de la suppression d'un état anormal, conséquence aussi étrange qu'inattendue. Sous une autre forme, DAVENPORT explique le même phénomène en imaginant une « capacité de dominance » qui varie jusqu'à atteindre 0.

Mais, en définitive, ni les uns ni les autres n'indiquent le déterminisme véritable de la dominance variable ou de l'inhibition ; ils ne parviennent qu'à traduire par des mots vides de sens un résultat morphologique, dont on ne sait rien de plus que ce que l'on voit.

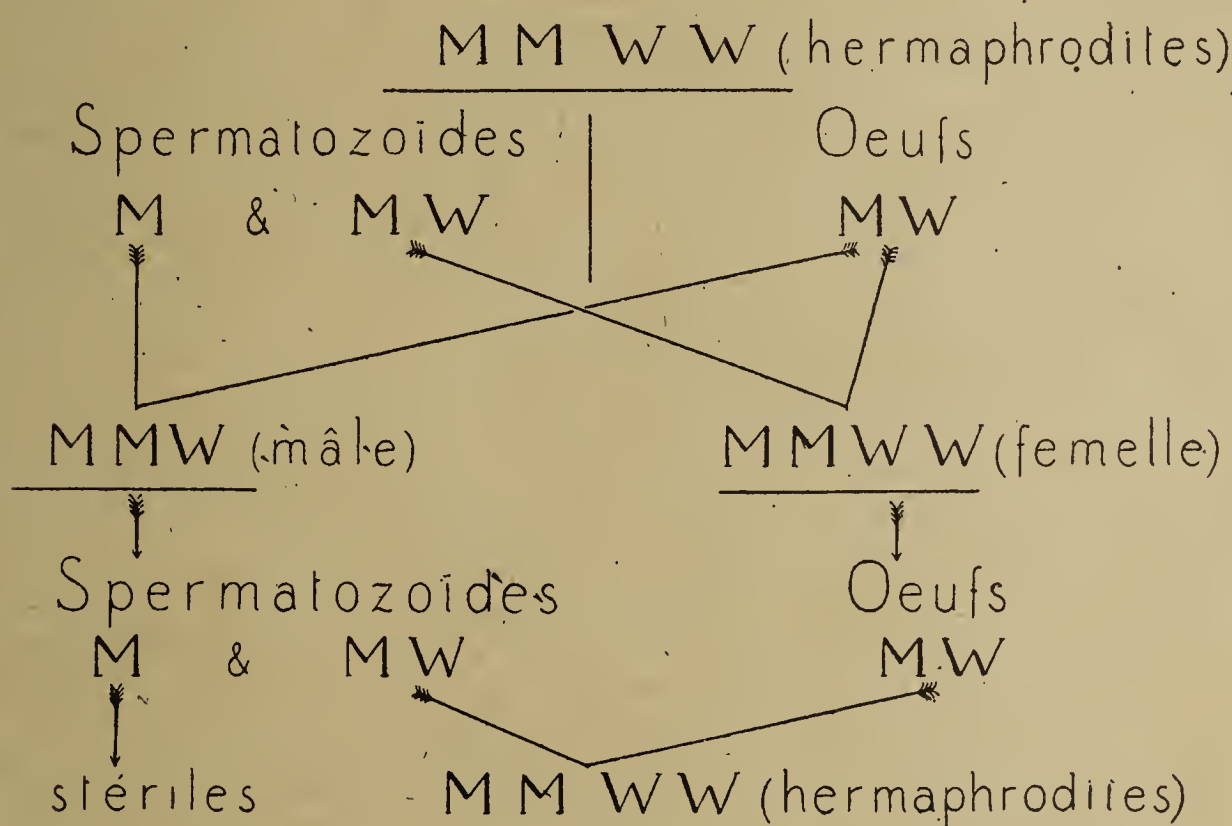
La théorie factorielle présente encore bien d'autres singularités. L'étude de la coloration des téguments montre, chez les hybrides, une diversité de nuances qui semblent n'être que des degrés différents de saturation d'une même couleur. Les généticiens expliquent cette diversité en imaginant, non pas un très grand nombre de facteurs, ce qui compliquerait les formules, mais un facteur unique **I**, réglant l'intensité de la couleur. Le facteur **I** influencerait donc sur un autre facteur, et son influence varierait suivant les individus, si bien que la teinte change de l'un à l'autre, passant du clair au foncé. Des animaux, issus d'un même couple, appartenant à la même portée ou des plantes, nées de graines appartenant au même pied, voire au même fruit, forment souvent ainsi une série continue entre deux extrêmes. Sur la cause qui modifie l'influence du facteur **I**, les auteurs gardent un silence absolu, et l'on en devine aisément la raison. De deux choses l'une, en effet, ou bien ce facteur **I** n'est jamais semblable à lui-même, et il existerait alors un nombre illimité de facteurs **I**, — ou bien ce facteur subit l'influence d'une action variable qui correspond elle-même à un nombre illimité de facteurs. Dans l'une ou l'autre alternative, l'hypothèse d'un facteur d'intensité ne fournit qu'une solution verbale.

Ce n'est pas tout encore. Comment expliquer le cycle évolutif d'une série d'organismes chez lesquels des générations d'individus sexués alternent avec des générations d'individus hermaphrodites ou parthénogénétiques ? On ne peut imaginer ici que deux facteurs, l'un pour le sexe mâle, l'autre pour le sexe femelle, et voici l'usage qu'il conviendrait d'en faire, d'après PLATE ⁽¹⁾. L'Anguillule des poumons du Crapaud se présente sous deux formes qui s'engendrent d'une façon cyclique, l'une hermaphrodite (*Rhabdonema nigrovenosum*), l'autre à sexes séparés (*Rhabditis nigrovenosa*) ; appelant **M**, le « facteur » mâle et **W** le « facteur » femelle, *Rhabdonema* aura pour formule **MMWW**, qui renferme les deux facteurs **M** et **W** également actifs. Cette forme pondra des œufs **MW** ⁽²⁾, dans lequel le

(¹) L. PLATE. *Op. Cit.*, p. 258.

(²) Je passe sous silence les données relatives aux chromosomes ; elles ne changent rien au fait essentiel.

facteur mâle est *récessif*, des spermatozoïdes **MW**, possédant les *mêmes* facteurs, *mais à dominance renversée*, et des spermatozoïdes **M** ne possédant que le « facteur » mâle. Ces deux sortes de spermatozoïdes fécondent indistinctement les œufs et donnent des individus *sexués* ; les mâles auraient pour formule **MMW** et les femelles **MMWW**. Cette dernière est aussi la formule des hermaphrodites, avec cette différence que le « facteur » **M** est récessif chez les unisexués. Les femelles donnent des œufs d'une seule sorte **MW**, tandis que les mâles donnent des spermatozoïdes de deux sortes, comme précédemment : seulement ces deux sortes n'ont pas le même pouvoir fécondant ; seuls les spermatozoïdes **MW** seraient actifs, tandis que les spermatozoïdes **M** seraient stériles. On obtiendrait alors le tableau suivant :



Ce tableau fait ressortir avec évidence tout ce que l'« explication » laisse d'inexpliqué, c'est-à-dire le cycle évolutif tout entier que l'on prétendait justement expliquer. Les mêmes facteurs dominent ou ne dominent pas, ils changent de « valence », sans que l'on en puisse soupçonner la raison ; les gamètes de même formule sont ou non capables de féconder, sans que l'on essaie d'en pénétrer la cause. Assurément, les Anguillules sexuées et les hermaphrodites ne vivent pas dans les mêmes

conditions, puisque les unes habitent la terre humide et les autres les poumons des Crapauds, encore faudrait-il savoir si le « changement de valence » des facteurs dérive du changement de milieu, ou si ce n'est pas le contraire qui se produit. La question reste donc entière, et cette série de suppositions compliquées montre que l'imagination trouve toujours un expédient plus ou moins plausible, pour mettre les faits en accord avec une formule.

L'expédient du « changement de valence » est particulièrement commode et les généticiens l'appliquent volontiers à tous les cas de générations dites alternantes. La naissance d'une Méduse sur un Polype et la production d'un Polype par une Méduse se ramènent, par exemple, à une explication très simple. Il suffit de supposer que le Polype renferme un « radical biologique » **PM** dans lequel **M** domine : nous écrirons donc **P(M)** ; — nous supposerons, inversement, que la Méduse renferme le même radical, avec un changement de valence, **P** dominant **M** : nous écrirons, par suite **M(P)**. De même, un « radical biologique » expliquera le polymorphisme saisonnier. La régularité de succession des formes dépendra de la régularité de succession des excitants, qui sont internes ou externes⁽¹⁾. Le changement de valence permettrait également de comprendre d'autres polymorphismes, tous les autres sans doute, et en particulier le polymorphisme sexuel. On sait, par exemple, que le *Papilio mnemon* a une forme mâle et trois formes femelles *achates*, *agenor*, *laomedon* : *achates* domine *agenor* qui domine *laomedon*. Eh bien ! supposons que chaque mâle renferme constamment deux de ces facteurs femelles, tous les mâles seront semblables, parce que **M**, facteur de la couleur mâle, domine les facteurs femelles ; les femelles seront dissemblables parce que, chez elles, le facteur de la coloration mâle ne domine plus, il passe à l'état latent, (sans doute sous l'action du facteur qui détermine le sexe femelle), et l'un des facteurs de la coloration femelle apparaîtra.

Cela dit, je demande si nous avons acquis la moindre connaissance des phénomènes mis en formules, c'est à-dire d'une part la production d'une Méduse par un Polype et d'un Polype par un œuf fécondé, d'autre part la signification et la genèse

⁽¹⁾ L. PLATE. *Op. cit.*, p. 229.

du polymorphisme sexuel. Nous nous agitions visiblement dans le vide.

Et l'expédient des gamètes stériles ne donne pas de meilleurs résultats. Nous en avons vu le mode d'emploi à propos des Souris jaunes, et aussi pour l'« explication » du cycle évolutif de l'Anguillule du Crapaud ; les généticiens l'appliquent et s'en servent fréquemment sous des formes variées. Ils l'appliquent, par exemple, dans le cas où une particularité héréditaire (Hémophilie, Héméralopie, Daltonisme, Nystagmus, Névrite optique), qui n'existe généralement que chez les mâles, est transmise par les femelles (Hérédité gynéphore). Plusieurs auteurs, BATESON, DONCASTER, PLATE, PUNNETT, WILSON et d'autres ont imaginé que l'état anormal dépendrait de deux facteurs **K**. Les femelles, qui n'en posséderaient qu'un seul, seraient normales, parce que le facteur **W** (femelle) masquerait ce facteur **K** ; le facteur mâle (**m**) n'en pourrait, au contraire, masquer aucun et tous les mâles seraient anormaux, même s'ils ne possédaient qu'un seul facteur **K**. Pourtant, à la première génération, les mâles issus d'une femelle normale et d'un mâle anormal sont généralement normaux, ce qui ne devrait pas se produire, d'après les formules. Les mâles, en effet, répondraient à la formule **mmKg** (**g** étant le facteur de l'état normal) et les femelles normales à la formule **Wm gg** ⁽¹⁾ ; les mâles produiront donc les gamètes **mK** et **mg**, les femelles produisant les gamètes **Wg** et **mg**. L'union de ces gamètes deux à deux devrait donc donner naissance à quatre sortes d'individus :

WmKg, Wmgg, mmgg, mmKg ;

les trois premières auraient l'apparence normale et la quatrième serait un mâle anormal : or, il n'existe pas, en F_1 , d'individus de cette sorte. Les auteurs utilisent alors leur ressource suprême, et affirment que l'union du spermatozoïde **mK** avec l'ovule **mg** ne donne pas d'embryon vivant. Toutefois, lorsqu'il est nécessaire, les mêmes auteurs admettent l'hypothèse exactement inverse, et affirment que l'union de ces gamètes **mK** et **mg** n'est pas stérile ; ils ne fournissent, d'ailleurs, d'autre raison

(1) On admet ici que les femelles renferment le facteur mâle récessif. D'autres faits exigent que l'on fasse, parfois, l'hypothèse contraire.

de cette contradiction que le besoin de faire cadrer les résultats avec les formules : c'est, en particulier, le cas de la névrite optique.

Multiplier les exemples est vraiment inutile. Qu'on ne croie pas, au surplus, que j'aie choisi les aspects exceptionnels de la théorie factorielle. A tout instant et à tout propos cette théorie exige des conventions nouvelles, toujours arbitraires et souvent contradictoires. Sans doute, dans les cas simples, les résultats expérimentaux ne contredisent pas, paraissent même appuyer la conception ; mais il faut bien se persuader que ces mêmes cas n'impliquent nullement l'existence d'unités héréditaires absolument autonomes et conservant, quoi qu'il arrive, leur indépendance avec leur intégrité. Dès que les phénomènes deviennent complexes, ils ne s'accordent avec l'existence de telles unités qu'à l'aide d'hypothèses multipliées, n'ayant généralement d'autre base que la nécessité d'expliquer des faits sans abandonner la conception. Dans ce but, toute supposition est bonne ; les termes d'une formule changent, au besoin, de la façon la plus arbitraire, les propriétés attribuées aux « facteurs » se transforment constamment au gré de l'idée préconçue.

Bien plus, l'hypothèse ne donne jamais qu'une vision fragmentaire de l'organisme. A ne regarder que des caractères isolés, en nombre toujours restreint, on finit par oublier que ces diverses parties n'existent qu'en fonction les unes des autres. Chacune d'elles, pourtant, se différencie à une certaine place, acquiert une forme, une structure, une couleur, un mode de fonctionnement ; elle ne se différencie, n'occupe sa place, ne possède sa forme, n'acquiert sa structure et sa couleur, elle ne fonctionne qu'en relation étroite avec toutes les voisines ; elle n'est que la résultante de l'interaction d'une infinité d'éléments. Faudra-t-il, pour expliquer cette interaction d'une si grande complexité, imaginer toute une hiérarchie de « facteurs » de coordination, groupant, par exemple, les diverses parties de l'œil, celles de l'orbite, de la face, de la tête, plaçant ensuite l'œil dans l'orbite, l'orbite dans la face et celle-ci dans la tête ? D'un mot, assurément, nous pouvons créer tout ce système. En serons-nous plus avancés ?

En aucune manière, car le mot ne crée pas la chose, et ce prodigieux effort de dialectique aboutit uniquement à présenter certains faits sous une forme symbolique. Sur la narration en langage ordinaire, cette forme aurait quelque avantage, si elle n'était qu'une sorte de tableau synoptique, permettant de voir tout un ensemble d'un coup d'œil. Prétendant donner aux faits biologiques une sorte de précision mathématique, la forme symbolique devient un sérieux danger, car elle n'est plus qu'un maquillage des données de l'expérience. Sous une apparente clarté, elle substitue la confusion à la complexité ; elle n'apprend rien, elle ne conduit à rien. Enveloppée dans un inextricable tissu d'hypothèses variées et contradictoires, la représentation symbolique perd tout l'intérêt qu'elle possède, quand elle exprime simplement les faits observés ; et mieux vaut y renoncer, si son utilisation doit entraîner une déformation de ces faits.

Dans tous les cas, il est visible que la conception factorielle n'a aucun rapport véritable avec la constitution et le fonctionnement de la substance vivante ; elle ne peut que conduire à douer cette substance d'une série de propriétés sur l'existence desquelles nous ne possédons aucun renseignement ; elle ne tient nul compte de phénomènes que les recherches effectuées dans diverses directions commencent à mettre en évidence ; elle n'envisage l'organisme qu'à l'état statique, au moment précis et fugitif où l'observateur le regarde. Les facteurs sont conçus en dehors de toutes conditions physiques, comme s'ils fonctionnaient automatiquement dans un système entièrement clos. Tout se passe, également, comme si ces facteurs n'exerçaient, les uns sur les autres, aucune action profonde. Ce n'est jamais, en tout cas, qu'une action limitée à quelques-uns d'entre eux : inhibition, dominance, complément. Si, d'aventure, les faits contraignent à admettre un changement, on le constate ; et l'ayant appelé « mutation », ayant désigné d'une lettre le « facteur » qui le détermine, nul ne songe à s'enquérir des causes qui ont pu le produire. Quant au milieu, il n'en est question que d'une manière incidente. Les généticiens parlent bien quelquefois des facteurs du milieu, mais ils n'admettent leur intervention que dans des conditions bien déterminées, lorsque les

plus subtiles combinaisons factorielles ne parviennent pas à fournir des formules « explicatives ».

Jamais la théorie n'aboutit à une vue d'ensemble de la substance vivante, ni des interactions dont elle est constamment le siège, — par quoi elle se distingue grandement de la théorie atomique — ; jamais, enfin, il n'est tenu un compte sérieux des conditions dans lesquelles s'effectuent les croisements, comme si l'organisme ne dépendait que de lui-même ou de quelque force interne. Il ne s'agit donc, en définitive que d'une vue très superficielle et unilatérale des phénomènes, qui néglige complètement la matière vivante.

CHAPITRE II

LES « PROPRIÉTÉS HÉRÉDITAIRES » ET LA SUBSTANCE VIVANTE

1. Le substrat de l'hérédité

S'écarter des faits à ce point conduit fatalement à imaginer de toutes pièces le mécanisme de l'hérédité, comme l'ont fait BATESON et MORGAN, mais ne conduit guère à en comprendre un peu le mécanisme véritable. Pour y parvenir, il faut concevoir autre chose que des facteurs demeurant constamment semblables à eux-mêmes, et se comportant très sensiblement de la même manière dans les circonstances les plus variées, à de très rares exceptions près. Il faut concevoir un substrat matériel qui ne soit pas, en quelque sorte, surajouté à la substance vivante, mais se confonde étroitement avec elle, qui soit cette matière vivante.

C'est donc le sarcode lui-même qu'il faut avant tout examiner. Sa constitution, ses propriétés doivent servir de point de départ. Choisissons-nous, dès l'abord, l'une ou l'autre partie du sarcode ? Déciderons-nous que le noyau est la substance héréditaire à l'exclusion du sarcode cellulaire ? Pareil choix semble actuellement difficile à faire, et rien ne nous oblige à le faire d'une façon prématurée. De nombreux auteurs, pourtant, à la suite de WEISMANN, prétendent limiter au noyau les « propriétés héréditaires », n'accordant au cytosarque qu'un simple rôle trophique. Ils fondent leur opinion sur l'ensemble des processus de la caryocinèse ; ils la fondent aussi sur la disproportion qui existe entre la quantité de cytosarque de l'œuf et du spermatozoïde et qui contraste avec l'équivalence du volume des deux masses nucléaires. Mais l'argument tiré de la caryocinèse est d'ordre strictement morphologique ; analysant en détail les

phases de la division du noyau, et ne pouvant en faire autant pour la division du corps cellulaire, nous sommes tout disposés à donner au premier une importance prépondérante. Cette illusion d'optique ne supprime, cependant, aucun des phénomènes dont le cytosarque est le siège.

L'argument qui consiste à opposer l'ovule au spermatozoïde paraît, au premier abord, plus solide. La prépondérance anatomique du noyau est, en effet, très frappante, quand on met en présence les deux gamètes. Néanmoins, cette prépondérance apparente ne légitime peut-être pas la conclusion que le noyau joue le rôle essentiel dans l'hérédité. N'oublions pas que le sarcode ovulaire renferme toujours une grande quantité d'inclusions et que le spermatozoïde n'est pas absolument réduit au noyau. Le corps cellulaire renferme des particules auxquelles les cytologistes accordent une grande importance physiologique, l'ovule en renferme, mais le spermatozoïde en est également pourvu. Ces particules appartiennent à des catégories très diverses et nous ne sommes guère actuellement en état de mesurer leur équivalence qualitative et quantitative. Nombre d'entre elles sont des formations permanentes, capables de division ; elles se perpétuent au cours des générations, et nous nous avancerions beaucoup en leur déniait, sans preuves, toute importance au point de vue de l'hérédité. Au surplus, l'expérience de GODLEWSKI montrant qu'un fragment d'œuf *sans noyau*, fécondé par un spermatozoïde d'une espèce très différente, donne une larve à caractéristiques maternelles, montre l'importance du cytosarque ⁽¹⁾.

Toute conclusion absolue, toute précision prématurée supposent une part importante d'hypothèse et dépassent les données de l'expérience ou de l'observation. Celles-ci prouvent, sans discussion, que noyau et corps cellulaire sont indispensables l'un à l'autre, que le premier ne vit pas mieux hors du second que celui-ci débarrassé de celui-là. Ils forment une association nécessaire, ils sont deux parties d'un même tout, ils se complètent donc mutuellement et la disparition de l'un entraîne la fin inévitable de l'autre.

(1) E. GODLEWSKI. Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden-und Crinoïdenfamilie. *Arch. f. Entw. mech.*, 1906.

Ces liens étroits impliquent, semblent-il, une constance de constitution aussi grande d'un côté que de l'autre, puisqu'ils impliquent une interaction ininterrompue et le retentissement obligatoire sur l'un de toutes les modifications que subit l'autre et inversement. Les analyses de MAYER et SCHÆFFER⁽¹⁾ ont, du reste, mis en évidence, cette constance en montrant que les composants d'un sarcode s'associent dans des proportions définies. Il ne faut pas s'étonner, dès lors, que les diverses parties des cellules d'une espèce soit généralement comparables à elles-mêmes. La permanence du nombre des chromosomes du noyau ne signifie nullement que ces chromosomes aient une valeur héréditaire spéciale ; il est tout aussi logique, plus logique même, d'attribuer cette permanence aux propriétés fondamentales de la cellule, que de mettre ces propriétés sur le compte du nombre des chromosomes ; ceux-ci ne sont que la traduction morphologique de tout un système d'échanges. Ainsi que l'ont fait remarquer DELAGE et GOLDSCHMITH⁽²⁾, les faits de parthénogenèse continue fournissent, à cet égard, une indication péremptoire.

D'autres faits, du reste, et nombreux, appuient cette conséquence nécessaire de l'interdépendance des deux parties. On sait, en particulier que, dans les conditions normales, la première segmentation des œufs d'*Ascaris* aboutit à la formation de deux blastomères différents. Les chromosomes de l'un persistent intégralement, ceux de l'autre perdent leurs deux extrémités. Or, le premier renferme un peu plus de graisse que l'autre, et l'on empêche complètement cette désintégration partielle des chromosomes en modifiant la répartition de la graisse, c'est-à-dire la constitution du corps cellulaire. BOVERI et HOGUE⁽³⁾ y sont parvenus à l'aide de la centrifugation qui répartit également la graisse aux deux pôles de l'œuf et transforme, du même coup, le système d'échanges tout entier. De même HEGNER⁽⁴⁾ montre que les cellules sexuelles des Insectes, qui s'isolent dans l'embryon presque au début de la

(1) André MAYER et G. SCHÆFFER. Recherches sur les constantes cellulaires. *Journal de physiologie et de pathologie générale*, 1914.

(2) Y. DELAGE et M. GOLDSCHMITH. *La parthénogenèse naturelle et expérimentale*. Paris, 1913.

(3) BOVERI und HOGUE. Ueber die Möglichkeit Ascaris-Eiern zur Teilung in zwei gleichwertig Blastomeren zu veranlassen. *Sitzb. Phys. und Gesellsch.*, 1907.

(4) R. W. HEGNER. Experiment with Chrysomelid beetles. *Biolog. Bull.*, 1911.

segmentation, ne doivent pas leur différenciation précoce aux seules propriétés du noyau, elles la doivent, aussi, à la masse sarcodique qui occupe l'une des extrémités de l'œuf et dans laquelle viennent plonger les noyaux : en l'absence de cette masse, les cellules sexuelles ne se différencient pas.

Comment affirmer, dès lors, que les « propriétés héréditaires » appartiennent à une substance plutôt qu'à l'autre et quel crédit accorder aux arguments qui tendent à limiter l'importance du cytosarque ? Les processus de maturation, et plus spécialement le rejet du second globule polaire qui aboutit à une réduction numérique des chromosomes, ont souvent été donnés comme un argument péremptoire. Mais nous ne savons rien sur la signification de ces processus ; nos interprétations ne s'appuient sur aucune donnée positive et nous en sommes réduits à constater seulement le fait lui-même. On met également en avant les relations qui existeraient entre la présence ou l'absence de chromosomes accessoires et la détermination du sexe. Ici encore l'interprétation résulte d'un raisonnement *à priori* et l'on peut prétendre, avec autant ou plus de raison, que ces chromosomes sont la conséquence et non la cause du sexe.

En définitive, rien ne permet d'établir entre ces deux substances, au point de vue de l'hérédité, une différence véritablement fondée, tout nous les montre étroitement unies dans une dépendance mutuelle. Nous ne pouvons pas même retenir la distinction établie par FRENZEL en 1886 ⁽¹⁾, et acceptée par divers biologistes, suivant laquelle le corps cellulaire serait le support des caractères spécifiques et le noyau celui des caractères individuels.

Comment, alors, comprendre la matière vivante, par quel moyen rattacherons-nous sa constitution aux phénomènes morphologiques de l'hérédité ?

L'état actuel de nos connaissances sur la chimie de cette matière nous conduit à l'idée qu'elle consiste essentiellement en une association de colloïdes, protéiques et autres, et d'électrolytes formant un complexe dont toutes les parties influent directement ou indirectement les unes sur les autres, de

⁽¹⁾ Yves DELAGE, *La structure du protoplasma et les théories sur l'Hérédité et les grands problèmes de la Biologie générale*, Paris, 1895, p. 358.

telle sorte qu'elles se trouvent dans des proportions relatives correspondant à un certain état d'équilibre. Ces substances sont en nombre considérable et presque illimité ; elles ne se trouvent pas toutes à la fois dans un complexe donné et ne s'y trouvent pas constamment dans les mêmes proportions ; elles s'associent de toutes les manières en quantité et en qualité. Par suite, les biologistes envisagent non pas *une* matière vivante, mais *des* matières vivantes.

Aucune de ces matières, aucun de ces sarcodes, n'est donc et ne peut être une masse homogène. Du reste, outre que les données de fait l'imposent, l'idée d'hétérogénéité est une nécessité logique. On la trouve exprimée par différents auteurs, W. ROUX, Y. DELAGE, F. LE DANTEC. Ce dernier, même, utilise pour désigner les différents composants d'un sarcode le terme de *substances plastiques*, qui a l'avantage de ne préjuger de rien et mérite, à ce titre, d'être conservé. L'hétérogénéité sera, naturellement, pour nous, d'ordre physico-chimique, et nous refusons d'assimiler à un degré quelconque les substances plastiques aux unités physiologiques de SPENCER qui, pour un même sarcode, seraient toutes semblables entre elles. Si peu que ce soit, deux substances plastiques diffèrent l'une de l'autre par la proportion ou la position relative de leurs éléments constitutifs ; elles peuvent différer aussi par la nature de ces éléments. Dans tous les cas, ces substances plastiques sont les seuls constituants actifs des sarcodes. Dans l'un quelconque de ceux-ci, l'expérience et l'observation ne révèlent que des parties matérielles et rien n'autorise à supposer qu'ils puissent renfermer autre chose. Il faudra donc nécessairement rapporter tout phénomène biologique aux propriétés physiques et chimiques des substances plastiques, que nous connaissons dans leur ensemble.

Telles sont les données et les idées fondamentales.

Cette hétérogénéité des sarcodes a-t-elle quelques rapports avec une agglomération de particules représentatives ? Ni les colloïdes, ni les électrolytes ne correspondent aux déterminants ou aux biophores. A ceux-ci, WEISMANN attribuait une vie propre avec une autonomie à peu près complète, et considérerait chacun d'eux comme une parcelle de substance vivante. Les substances plastiques, telles que les données actuelles permettent

de les concevoir, ne sont pas, prises isolément, de la substance vivante; chacune d'elles est un corps chimique, probablement voué à une destruction rapide et définitive. Placé avec d'autres substances plastiques, réagissant avec elles comme avec tout ce qui l'environne, chacune manifeste des propriétés spéciales et, tandis que, d'un côté, sa molécule se dissocie, de l'autre elle se reconstitue : elle vit. Mais elle ne vit, il faut bien s'en convaincre, qu'en fonction de cet ensemble ; elle ne conserve aucune autonomie, tous les phénomènes dont elle est le siège, toutes les propriétés qu'elle manifeste, dépendent des autres substances plastiques avec lesquelles elle est associée. Toutes influent nécessairement ainsi les unes sur les autres, en une interaction permanente, un échange incessant de matériaux variés mis en liberté d'un côté et repris de l'autre. Cette interaction contribue, du reste, à provoquer dans le sarcode des mouvements fort actifs, des tourbillons, une sorte de brassage qui, par contre-coup, facilitent l'interaction et modifient à tout instant les relations des diverses substances entre elles comme avec le milieu.

Concevoir ainsi la physiologie de la matière vivante n'est pas imaginer de toutes pièces des propriétés de nature insaisissables ; c'est, à proprement parler, exprimer que, dans une agglomération de colloïdes protéiques et autres, tous les phénomènes dont l'un d'eux est le siège retentissent nécessairement sur l'agglomération entière ; c'est comprendre que le déterminisme des phénomènes n'a aucun rapport avec les conceptions dérivées du weismannisme, auxquelles fait précisément défaut le souci du déterminisme. Dans ces conceptions, les échanges, cependant si importants, du sarcode avec l'extérieur, les échanges des diverses parties du sarcode entre elles ne jouent qu'un rôle effacé, si même ils en jouent un. Les particules représentatives sembleraient bien plutôt développer leur action en dehors des contingences, comme si un ressort interne les mettait en mouvement.

Dans la réalité, les substances constitutives d'un sarcode se comportent tout autrement. Aucune d'elles ne correspond, par essence, à une partie déterminée de l'organisme, elle n'est pas le « facteur » provoquant l'apparition d'un caractère en dehors des contingences. Evidemment, chacune de ces substances possède des propriétés définies ; mais elles se manifestent

en fonction de tout l'ensemble du sarcode, et cet ensemble n'est pas forcément le même dans tous les cas : chaque sarcode est un complexe fonctionnant d'une manière qui lui est propre, en raison du nombre et de la nature des substances plastiques qui le composent. Rien n'empêche, dès lors, qu'une même substance plastique se comporte différemment suivant le complexe auquel elle appartient ; les propriétés qui se manifesteront dans un cas ne se manifesteront pas dans d'autres, et réciproquement.

Tout ceci n'est pas une vaine hypothèse, c'est l'application rigoureuse des données les plus élémentaires de la chimie. Sans doute, nous ne possédons aucune preuve directe que les choses se passent réellement ainsi ; nous sommes cependant contraints de l'admettre pour rester aussi près que possible du domaine des faits. On ne peut échapper à l'idée de ce fonctionnement d'ensemble, de cette corrélation générale des parties, d'où découle, par voie de conséquence nécessaire, la coordination de l'organisme.

Les mendéliens, néanmoins, contestent qu'il faille considérer l'organisme comme un tout. MORGAN et ses collaborateurs qualifient cette conception de vague et de mystique ⁽¹⁾ alors qu'eux-mêmes isolent la substance nucléaire dans les cellules, comme si elle était une substance intangible et d'essence supérieure. Ils croient que prendre l'organisme en bloc revient à admettre que le tout détermine les parties et pensent qu'il s'agit d'une confusion d'idées ⁽²⁾. Il s'agit, plus vraisemblablement, de leur part, d'une vision fragmentaire des phénomènes. Dans un fonctionnement d'ensemble, l'ensemble n'a jamais déterminé les parties, mais les parties sont liées entre elles, influent d'une manière médiate ou immédiate les unes sur les autres et modifient mutuellement les manifestations de leurs propriétés. Cela est si évident par soi-même que les mendéliens sont fatalement conduits à l'admettre, tout en s'obstinant à ne pas comprendre l'interaction générale des parties. Pour MORGAN, les différentes régions de l'embryon influeraient parfois l'une sur l'autre ; les facteurs se grouperaient et plusieurs coopéreraient à la produc-

⁽¹⁾ MORGAN, STURTEVANT, MULLER and BRIDGE, *Op. cit.*, p. 212.

⁽²⁾ *Ibid.*, p. 214.

tion d'un caractère, ou, même, le facteur du sexe agirait en liaison avec le reste de la cellule ⁽¹⁾. PUNNETT ⁽²⁾, de son côté, insiste sur l'indépendance des facteurs et s'oppose à l'idée que l'organisme soit un tout; il n'en admet pas moins une interaction limitée, se demandant, en particulier, si la couleur des yeux ne serait pas associée à quelque influence chimique qui déterminerait, dans une certaine mesure, l'état mental et le tempérament. PLATE, lui aussi ⁽³⁾, tout en développant la thèse des facteurs indépendants, se trouve conduit à dire que les facteurs sont des corps chimiques qui réagissent entre eux et que chaque organisme est une unité fonctionnelle: mais il entend cette interaction et cette unité dans un sens restreint, évitant d'embrasser la matière vivante dans une vue d'ensemble, comme s'il pouvait y avoir une unité, une interaction partielles ou intermittentes.

Ce sont là, néanmoins, de véritables concessions imposées par l'évidence, mais concessions mesurées avec soin, afin que la théorie elle-même des particules indépendantes ne subisse aucune atteinte, au moins en apparence. Ces concessions insuffisantes n'en entraînent pas moins avec elles un degré marqué de contradiction.

2. Les localisations cellulaires

Quelques faits, toutefois, sembleraient indiquer que les cellules, l'œuf tout spécialement, renferment des parties bien délimitées, ayant une activité propre et donnant naissance à des organes déterminés. Dans certaines conditions, tout se passe, en effet, comme s'il en était bien ainsi. Divers expérimentateurs ont pu obtenir des embryons partiels en séparant ou isolant les deux ou quatre premiers blastomères; d'autres ont constaté que, dans la segmentation normale, les blastomères se distribuent suivant un ordre régulier et constant. Ces faits ne sauraient empêcher que les diverses substances plastiques aient nécessairement entre elles des relations d'échanges, directes ou indirectes. Mais ces substances diffèrent les unes des autres à

⁽¹⁾ *Ibid.* p. 94.

⁽²⁾ PUNNETT, *Op. cit.*, p. 169.

⁽³⁾ PLATE, *Op. cit.*, p. 470.

divers points de vue. N'ayant pas la même composition chimique, elles n'ont pas la même densité et occupent dans l'ensemble une situation relative qui influe forcément sur leurs échanges. Protéiques divers, lipoïdes, corps gras, glycogène, etc., ont une répartition qui change suivant leur nature et en fonction de leur interaction même. Les divisions successives de l'œuf tiennent, évidemment, pour une part très importante au mode de distribution des substances constitutives du sarcode, et les échanges de chacune d'elles tiennent à la composition de la cellule dont elles font partie, une fois la division effectuée. Mais il n'y a dans les faits d'ovotomie et de blastotomie rien qui permette de dire que l'œuf soit formé de parties séparées, n'ayant entre elles que des relations superficielles.

Tous les œufs, d'ailleurs, ne se comportent pas de la même manière. Les blastomères de certains d'entre eux donnent des larves entières; bien mieux, quelques-uns, tels que les œufs de Batraciens, donnent une larve partielle ou une larve entière *suivant la position* qu'ils occupent. Or, cette position influe précisément sur le mode de répartition des substances constitutives; pour s'en convaincre il suffit de savoir que l'amas vitellin se déplace visiblement.

Au surplus, en plaçant l'œuf dans des conditions anormales on se rend compte aussitôt de son fonctionnement d'ensemble. Si l'on transporte, par exemple, un œuf d'Oursin, avant toute division, d'une solution hypertonique dans l'eau de mer normale cet œuf éclate, une certaine quantité de son sarcode fait hernie et donne un « extraovat » qui se sépare fréquemment de la masse principale. LOEB ⁽¹⁾ d'une part, JANSSENS ⁽²⁾ de l'autre ont constaté que la hernie n'occupe en aucune manière une situation homologue à celle qu'occuperait l'un des blastomères résultant de la segmentation; elle est constituée par un fragment de substance appartenant à une région quelconque de l'œuf. Si ce fragment représentait une partie bien déterminée du corps, le développement ultérieur de l'embryon indiquerait son absence. En réalité, les embryons sont souvent anormaux,

(1) J. LOEB, Beiträge zur Entwicklungsmechanik der aus einem Ei entstehenden Doppelbildungen, *Arch. f. Entw. mech.*, 1895.

(2) F.-A. JANSSENS, Production artificielle de larves géantes et monstrueuses dans l'*Arbacia*. *La cellule*, 1905, t. XXI.

asymétriques, mais non partiels au sens vrai du mot. La perte de substance n'entraîne donc pas forcément l'absence d'un organe ou d'une partie d'organe déterminé, mais une modification globale, qui dérive d'une modification importante des échanges.

Ces expériences, toutefois, ne donnent qu'une première approximation; elles ne fournissent aucune précision sur le changement que provoque dans le sarcode l'élimination d'un extra-ovat. S'agit-il d'un changement qualitatif ou quantitatif? le nombre des composants est-il diminué? sont-ce leurs proportions relatives ou seulement leur répartition qui ont varié? Ces diverses éventualités peuvent évidemment se produire, et certains résultats expérimentaux montrent qu'il suffit de toucher à la répartition des substances plastiques pour modifier profondément les échanges, en même temps que la succession des phénomènes du développement. Des œufs de Grenouille (*Rana palustris*) centrifugés conservent intégralement tous leurs composants; ils donnent cependant des embryons partiels. MORGAN, auteur de l'expérience, pense qu'une partie de l'œuf ne se développe pas. Cette interprétation, non vérifiée, traduit un point de vue strictement morphologique, que rien ne justifie, en même temps qu'un évident parti pris. Se trouverait-elle exacte, qu'elle s'appliquerait uniquement à une modification des échanges entre les parties, puisque certaines d'entre elles pourraient ne pas se développer. Et précisément il semble beaucoup plus probable qu'à la suite d'une répartition nouvelle des parties, les échanges de ces parties entre elles et avec le milieu extérieur subissent des modifications profondes, aboutissant à un développement anormal.

L'exactitude de cette interprétation ressort des expériences de BOVERI et HOGUE sur les œufs d'*Ascaris* dont il a été précédemment question. Par le simple effet d'une égale répartition de la graisse aux deux pôles on change la destinée du noyau et, en même temps, la dérivation des blastomères. Le blastomère normal à noyau complet donne les cellules génitales et le tube digestif, le blastomère normal à noyau incomplet donne le revêtement général du corps et de ses annexes (ectoderme). En

(¹) T.-H. MORGAN, The relation between normal and abnormal development of the embryo of the Frog as determined by injury to the yolk portion of the Egg, *Arch. f. Ent. mech.*, t. XV, 1902.

obligeant le noyau des deux blastomères à rester *complet*, on empêche du même coup la formation de l'ectoderme. On ne peut pourtant pas prétendre ici qu'une partie de l'œuf ne se développe pas, puisque, bien au contraire, le résultat immédiat de l'expérience est d'empêcher la désintégration partielle du noyau. Il importe de spécifier, d'ailleurs, que le résultat dépend de l'*égale* répartition de la masse grasseuse aux deux pôles; lorsque, en raison de l'orientation de l'œuf dans le centrifugeur, cette répartition n'a pas lieu, le développement s'effectue d'une manière normale. Pourtant la graisse n'est sûrement pas une substance représentative, elle n'exerce d'influence sur les différenciations ultérieures qu'en prenant une part directe et active aux échanges, son déplacement entraîne peut-être aussi une répartition nouvelle de l'ensemble du sarcode : de la transformation des échanges qui s'ensuit résulte, en définitive, l'ordre de succession des processus embryonnaires.

Ces variations de la répartition des substances plastiques se produisent aussi, dans les conditions normales, à diverses phases de la vie de l'œuf. WILSON, puis ZELENY et N. YATSU ⁽¹⁾, en effet, ont montré, chez *Cerebratulus lacteus* et *C. marginatus*, qu'au début de la maturation un fragment quelconque d'œuf, possédant ou non un noyau, est fécondable et donne une larve entière, tandis que, après maturation, le fragment nucléé seul est fécondable et donne une larve *partielle*. Un changement s'est ainsi produit, dans un court espace de temps, à la suite de l'élimination des globules polaires. Ceux-ci, pourtant, n'ont rien supprimé d'essentiel, puisque l'œuf entier, qui les élimine constamment, donne constamment un embryon normal; la qualité des substances ne paraît pas avoir changé, seul l'arrangement de ces substances a subi une modification.

Tout conduit donc à conclure que les substances plastiques qui forment les diverses matières vivantes ne conservent pas, une fois associées, leur complète indépendance. Elles constituent des complexes, dont chaque composant subit nécessairement l'influence de tous les autres. Lorsque, en se développant, l'un de ces complexes donne naissance à un organisme, les par-

(¹) ZELENY and N. YATSU, Experiments on the development of egg fragments in *Cerebratulus*. *Biol. Bull.*, 1904,

ties de celui-ci ne proviennent pas chacune d'un composant déterminé, toutes dérivent de l'ensemble des phénomènes dont le complexe est le siège. Et ce complexe a pour caractéristique essentielle, non seulement la nature et la qualité des composants, mais aussi leurs rapports quantitatifs, leur répartition relative.

L'examen critique des données de l'observation directe et de l'expérimentation impose cette conclusion. Dès lors, toute théorie biologique qui ne s'appuiera pas solidement sur elle risque de s'égarer hors de la réalité. Quelles que puissent être les apparences, elles ne donnent jamais le droit d'ôter à la matière vivante les propriétés essentielles que nous venons de lui reconnaître, et moins encore de lui attribuer des propriétés imaginaires, sous prétexte d'expliquer des faits de pure morphologie. Ces faits ne fournissent aucun renseignement valable sur la constitution de la matière vivante; ils ne permettent pas de formuler à son sujet d'hypothèses fondées qui, par une véritable pétition de principes, expliqueraient ces faits eux-mêmes. Tel est cependant le propre des théories biologiques actuelles; elles rendent compte de la morphologie par la morphologie, en modelant, si l'on peut dire, les phénomènes physico-chimiques sur cette morphologie. Pour aboutir à une conception cohérente, il faut, de toute nécessité, procéder d'une autre manière; il ne s'agit point de plier la morphologie à la physiologie, ni celle-ci à celle-là, mais il faut constamment s'efforcer de voir comment les faits de tous ordres s'accordent entre eux.

CHAPITRE III

THÉORIE PHYSIOLOGIQUE DE L'HÉRÉDITÉ ⁽¹⁾

1. L'interaction des gamètes

Nous souvenant alors que nous cherchons à connaître le mécanisme de la double continuité avec double similitude entre organismes qui dérivent les uns des autres, examinons tout d'abord ce qui se passe, lorsque deux substances vivantes entrent en contact. L'interaction des gamètes se présente très naturellement comme objet immédiat de notre étude. Celle-ci ne doit pas uniquement se borner à observer les résultats morphologiques des croisements, ni à déduire, de ces résultats, la structure de la substance nucléaire de l'œuf ; cette étude doit être, avant tout, physiologique, et tendre à discerner l'influence que chacun des gamètes considéré dans son ensemble exerce sur l'autre.

Or, lorsqu'un spermatozoïde pénètre dans un ovule, que se passe-t-il ? A l'ordinaire, quand deux gamètes proviennent d'individus semblables, les masses nucléaires entrent en division et l'œuf, produit de la fécondation, se segmente. Au cours de la segmentation, l'observateur n'aperçoit aucun détail qui lui permette de soupçonner la nature des processus. S'il n'était instruit par les expériences de mérotomie et d'énucléation, il pourrait croire que le noyau se comporte d'une manière autonome et tient le corps cellulaire sous sa dépendance.

Au contraire, quand les deux gamètes appartiennent à des individus très différents, les processus prennent une allure

⁽¹⁾ J'ai donné un premier exposé sommaire de cette théorie dans les *C. R. de la Société de Biologie* (28 juillet 1917), puis un exposé plus détaillé dans la *Revue philosophique* (février et mars 1918). Depuis, et d'une manière indépendante, M. DELAGE (*C. R. Acad. des Sciences*, janv. 1919) a publié une théorie qui a le même point de départ (fécondation hétérogène). Cette coïncidence m'est un garant de la solidité du point de vue. Les deux théories néanmoins s'écartent notablement l'une de l'autre. M. DELAGE, notamment, ne croit pas devoir attribuer à la dominance l'importance que je lui accorde.

tout à fait significative, dont il est nécessaire d'apprécier exactement la valeur. Dans les cas extrêmes, l'un des deux gamètes est entièrement détruit par l'autre, sa substance se dissout et disparaît, il n'existe donc plus au point de vue héréditaire. Il exerce néanmoins une action sur le gamète qui persiste, puisqu'il détermine sa segmentation et son développement. Ainsi, en fécondant des œufs d'Oursin par des spermatozoïdes de Triton, KUPELWIESER ⁽¹⁾, BATAILLON ⁽²⁾, LOEB ⁽³⁾ ont vu le gamète mâle, sa masse nucléaire tout au moins, se fondre sans laisser de traces. Inversement, GODLEWSKI ⁽⁴⁾ a constaté qu'un œuf résultant de l'union d'un ovule d'Oursin et d'un spermatozoïde de Ver (Chétopère) dégénère rapidement.

Ces cas extrêmes ne présenteraient qu'un intérêt médiocre, au point de vue qui nous occupe, s'ils ne se reliaient d'une manière très étroite aux cas où la destruction d'un gamète par l'autre n'est pas complète. Ainsi, quand un spermatozoïde d'Oursin pénètre dans l'ovule d'un Oursin d'espèce différente, une partie seulement du noyau mâle est éliminée au cours des premières segmentations. BALTZER a constaté ce processus en fécondant les ovules de *Strongylocentrotus lividus* par le sperme de *Sphærechinus granularis* : il a vu disparaître les 5/6^e du noyau mâle, soit 15 chromosomes sur 18. TENNENT ⁽⁵⁾ l'a également constaté en fécondant les ovules d'*Hipponoë* par le sperme de *Toxopneustes* ; mais l'élimination n'a porté que sur la moitié des chromosomes.

L'influence destructrice ne s'exerce d'ailleurs pas toujours sur le spermatozoïde seul, et TENNENT, fécondant *Arbacia pustulata* par un *Toxopneustes*, a provoqué l'élimination d'une partie du noyau de chacun des gamètes. C'est, à un degré moins accusé, un processus de même ordre que celui de la dégénérescence totale observé par GODLEWSKI.

⁽¹⁾ KUPELWIESER. Versuche über Entwicklungserregung und Membranbildung bei Seeigeleiern durch Molluskensperm. *Biol. Centralbl.*, 1900.

⁽²⁾ E. BATAILLON. Imprégnation et fécondation. *C. R. Acad. Sci.*, 1906.

⁽³⁾ LOEB. In *Darwin and modern Science*, 1909.

⁽⁴⁾ E. GODLEWSKI. Ueber den Einfluss des Spermas der Annelide *Chætopterus* auf die Echinideneier and über die antagonische Wirkung der Spermas freier Tierklassen auf der Befruchtung fähigkeit der Geschlechtelemente. *Bull. Acad. Sci. Cracovie*, 1910.

⁽⁵⁾ F. BALTZER. Ueber die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. *Arch. f. Zellforsch.*, 1910.

⁽⁶⁾ O. H. TENNENT. Studies in Cytology, II. *Journ. exp. Zool.*, XII, 1912.

Ces diverses données fournissent des indications positives sur toute une catégorie de processus de la fécondation qui, d'ordinaire, échappe à l'observation. Quelques autres résultats montrent, en outre, l'extrême complexité de ces processus. Des expériences de BALTZER, comme de celles de TENNENT, il résulte que, dans une même espèce, l'ovule et le spermatozoïde n'exercent pas la même action sur les gamètes d'une autre espèce. Ainsi, tandis que l'ovule de *Strongylocentrotus* détruit partiellement le spermatozoïde de *Sphærechinus*, et l'ovule d'*Hipponoë* le spermatozoïde de *Toxopneustes*, les croisements réciproques n'entraînent aucune cytolyse comparable : les spermatozoïdes de *Strongylocentrotus* et ceux d'*Hipponoë* demeurent respectivement entiers et actifs dans les ovules de *Sphærechinus* et de *Toxopneustes*.

Ce n'est pas tout encore ; TENNENT ⁽¹⁾ met en pleine évidence ce fait que l'interaction des gamètes change si, ces gamètes demeurant comparables entre eux, le milieu subit une modification. Ainsi, tandis qu'en fécondant *Toxopneustes variegatus* par *Hipponoë esculenta* dans l'eau de mer normale le spermatozoïde reste entier, il est partiellement éliminé, lorsque la fécondation a lieu dans l'eau de mer légèrement acidifiée. Un renversement de la dominance en est le résultat morphologique, les larves n'appartiennent plus au type *Hipponoë*, mais au type *Toxopneustes*. Les expériences de GODLEWSKI fournissent une indication de même sens. Si, en effet, le spermatozoïde du Ver provoque la dégénérescence de l'ovule dans l'eau de mer normale, cette dégénérescence ne se produit plus, si l'œuf séjourne une vingtaine de minutes dans une eau hypertonique : l'œuf se segmente et donne une larve.

En tout ceci, un point reste à éclaircir. Au cours de l'interaction des gamètes, les noyaux influent-ils directement l'un sur l'autre, ou le corps cellulaire prend-il part au processus ? Les généticiens estiment, d'une manière plus ou moins explicite, que les « facteurs », quelles que soient leur nature et leur localisation, exercent les uns sur les autres une action élective et immédiate, comme s'ils formaient des paires ou des groupes antagonistes. MORGAN, nous l'avons vu, pousse le souci de cet

(1) O. H. TENNENT. The dominance of maternal or of paternal characters in Echinoderm hybrids. *Arch. f. Entwick. mech.*, 1910.

antagonisme jusqu'à supposer que les chromosomes homologues se rangent parallèlement l'un à côté de l'autre, de telle sorte que les « facteurs » opposés se fassent vis-à-vis. En réalité, les faits observés montrent que le sarcode cellulaire joue, dans le phénomène, un rôle au moins aussi important que le sarcode nucléaire. Les expériences de BOVERI et HOGUE sur les œufs d'*Ascaris*, celles de HEGNER sur les œufs de Chrysomèles permettent de le penser ; les constatations directes de BALTZER autorisent une affirmation péremptoire. En effet, dans la fécondation de *Sphærechinus* par *Strongylocentrotus*, l'élimination partielle du noyau mâle se produit aussi bien, que l'ovule soit entier et nucléé ou réduit à un fragment non nucléé. L'expérience de BRACHET ⁽¹⁾ apporterait encore une confirmation, s'il était nécessaire, en montrant que la membrane de fécondation ne se forme pas autour de l'œuf d'Oursin fécondé par du sperme d'Annélide. On ne peut souhaiter démonstrations meilleures de l'interaction générale qui s'établit entre les divers composants de l'ovule et ceux du spermatozoïde, dès l'instant où la fécondation a lieu. Ce résultat, en outre, nous fait toucher du doigt la raison pour laquelle les biologistes accordent toute l'importance aux phénomènes nucléaires ; c'est une raison de pure morphologie : la colorabilité et la forme définie des éléments du noyau attirent toute l'attention, tandis que, inversement, le corps cellulaire donne l'impression d'une partie accessoire. Les faits nous contraignent à réviser ce jugement superficiel. Surtout ils complètent notre connaissance des processus relatifs à la continuité héréditaire, en montrant que ces processus siègent non dans une partie, mais dans l'ensemble de la substance des gamètes.

Car les phénomènes que ces expériences diverses mettent en relief sont, à proprement parler, les phénomènes mêmes de l'hérédité. L'évidence nettement s'affirme, en effet. Toutes ces modifications que subit la substance du noyau intéressent nécessairement d'une façon directe ou indirecte le sarcode entier de l'œuf et, par suite, l'ensemble de l'organisme pluricellulaire qui en provient. TENNENT lui-même, sans en apercevoir

(1) A. BRACHET. Action inhibitrice du sperme d'Annélide (*Sabellaria alveolata*) sur la formation de la membrane de fécondation de l'œuf d'Oursin (*Paracentrotus lividus*). C. R. Acad. Sci., t. CLVII, 1913.

peut-être toute la portée, constate que la « dominance » appartient à l'espèce dont les chromosomes demeurent intacts, et qu'elle fait défaut quand les noyaux des deux gamètes dégèrent partiellement tous deux.

Dès lors s'impose, sans restriction, la généralisation de ces divers résultats à tous les faits touchant l'hérédité. La dégénérescence nucléaire, *qui traduit simplement à nos yeux les résultats de l'interaction*, reconnaît certainement tous les degrés. Complète dans les cas extrêmes où la fécondation s'effectue entre organismes particulièrement hétérogènes, elle est partielle en d'autres cas et ne se produit pas en certains autres. Quand elle se produit, elle intéresse un seul gamète ou les deux. Peu importe que le processus siège uniquement sur le noyau ou à la fois sur le noyau et le corps cellulaire : l'essentiel consiste en ceci que le processus se présente avec des modalités très diverses, qui vont de la disparition totale à la complète persistance morphologique. Cette dernière éventualité elle-même marque certainement des états variés ; elle s'allie, suivant le cas, à l'absence d'activité physiologique ou à un fonctionnement intégral, avec toutes les transitions. Lorsque, en effet, les substances plastiques se trouvent à la limite de la dégénérescence, l'édifice colloïdal demeure entier, mais ces substances plastiques n'en sont pas moins frappées d'inactivité ; elles ne prennent plus, aux échanges généraux du sarcode, la part qu'elles y prennent lorsque leur intégrité est entière. Entre cette inactivité et l'activité normale existe certainement une série infiniment grande d'états intermédiaires.

Toutefois, si la notion des degrés de dégénérescence, et surtout de fonctionnement, a pour nous une importance considérable, elle ne suffit pas pour nous conduire à l'explication que nous cherchons. Il faut encore ajouter que ces processus n'intéressent pas au même titre les diverses substances plastiques. Or, précisément, nous constatons que toutes les parties du noyau ne se comportent pas de la même manière ; certains chromosomes disparaissent, tandis que d'autres persistent. Tous, pourtant, sont placés dans les mêmes conditions. Ce résultat ne saurait surprendre, car il existe nécessairement entre les substances plastiques des différences qualitatives. L'accord, sur ce point, est depuis longtemps acquis. Néanmoins, les résultats des

fécondations hétérogènes sembleraient indiquer que ces différences portent sur des chromosomes entiers, comme si la substance de chacun d'eux était tout à fait homogène. S'il en était ainsi, il faudrait accepter le fait et tâcher de le comprendre en fonction de tous les autres; il y a cependant lieu de penser qu'un chromosome n'est pas une masse qualitativement homogène, mais bien un mélange de substances plastiques nombreuses, au même titre que le reste du sarcode des gamètes. Y. DELAGE fait très justement remarquer que la dégénérescence partielle qui frappe les chromosomes de certains blastomères de l'œuf d'*Ascaris* prouve nettement l'hétérogénéité de ces chromosomes ⁽¹⁾.

Nous possédons ainsi tout un enchaînement de données, dans lequel l'hypothèse n'occupe, pour ainsi dire, aucune place; et qui va nous permettre de relier entre elles, de comprendre, par suite, les apparences héréditaires les plus disparates. Il ne nous le permettra, cependant, que dans la mesure où nous aurons saisi l'idée générale qu'il renferme. Cette idée, la voici.

La caryolyse implique assurément des différences dans la nature des gamètes qui s'unissent. Si cette caryolyse, passant par une série de transitions, aboutit à la simple inactivité physiologique, les différences gamétiques passent, elles aussi, par une série d'intermédiaires. Parfois considérables, ces différences sont, parfois, pratiquement négligeables; elles le sont, en particulier, quand les gamètes mâle et femelle appartiennent à une même espèce. Même alors, cependant, une différence existe, très légère sans doute, mais indubitable. Les analyses chimiques de HUGOUNENQ le prouvent en ce qui concerne le Hareng (*Clupea arengus*) ⁽²⁾: l'œuf de ce Poisson renferme une albuminoïde faiblement acide, capable de fournir de nombreux acides aminés, parmi lesquels les diamines, très basiques, ne représentent que 5 0/0 du poids total; le sperme, au contraire, renferme une protamine relativement simple, où prédomine l'arginine très basique. Les résultats de divers croisements réciproques fournissent une indication de même sens: l'inter-

⁽¹⁾ Y. DELAGE. *L'Hérédité. Op. cit.*, p. 751.

⁽²⁾ L. HUGOUNENQ. Sur une albumine extraite des œufs de Poissons; chimie comparée des productions sexuelles dans la même espèce. *C. R. Acad. Sci.*, t. CXXXVIII, p. 1062.

action de l'ovule d'*Hipponoë* et du spermatozoïde de *Toxopneustes* n'est pas exactement comparable à l'interaction du sperme d'*Hipponoë* et de l'ovule de *Toxopneustes*. Ces faits ne sont d'ailleurs pas isolés, et nous en retrouverons d'autres ultérieurement. D'une façon générale, au surplus, le métabolisme d'un sexe n'est pas exactement semblable à celui de l'autre sexe de la même espèce. Tout concourt donc à mettre en évidence ce fait essentiel : le sarcode d'un sexe diffère plus ou moins du sarcode de l'autre sexe ; à tout prendre, même, il ne peut jamais y avoir entre eux identité chimique et, dès lors, *toute fécondation est une fécondation hétérogène*. Le processus de la double continuité et de la double similitude dépend étroitement de cette hétérogénéité.

2. Dominance et ségrégation

Nous possédons maintenant une base solide pour examiner et comprendre les apparences morphologiques qui ont inspiré, jusqu'ici, les recherches relatives à l'hérédité, et ont conduit à imaginer une substance vivante, en dehors de l'expérience et de l'observation directe. L'ensemble des données acquises et des déductions qu'elles imposent se ramène, en définitive, à la notion fondamentale de substances plastiques formant, par leur mélange, des sarcodes infiniment divers, diversité qui différencie les sexes eux-mêmes et intervient dans la fécondation.

Comment interpréter, dès lors, les apparences morphologiques ?

A lire les travaux relatifs aux croisements effectués entre des organismes différents, il semblerait que, dans l'hérédité, la deuxième génération compte seule. Si, en effet, les auteurs notent que l'accouplement d'une Souris grise avec une Souris blanche donne une Souris grise — ou tout autre fait analogue — ils ne prêtent guère attention à la dominance du gris sur le blanc, mais insistent sur la disjonction du gris et du blanc qui a lieu à la deuxième génération. La disjonction devient ainsi, à leur sens, un phénomène nécessaire, et j'ai montré à quels efforts se livrent les mendéliens pour faire rentrer dans cette prétendue règle tous les cas où la disjonction paraît en défaut,

à un degré et sous une forme quelconques. Tenant pour établi que l'union des gamètes de race pure est toujours provisoire, les mendéliens s'attachent exclusivement à l'examen des formes de la deuxième génération, ils nient toute possibilité de mélange et s'ingénient à imaginer les « facteurs » capables de ramener à la disjonction *tous* les processus, et ceux-là même qui en sont le plus éloignés. Dès lors, on conçoit que, dans l'étude du mécanisme de l'hérédité, la valeur de la première génération se réduise, pour eux, à celle d'un simple intermédiaire entre les parents de race pure et les descendants de deuxième génération. BATESON affirme formellement que l'essentiel réside, non pas dans le phénomène de dominance, mais dans celui de ségrégation ; tandis que le premier peut être masqué ou modifié, le second se produit constamment et intégralement ⁽¹⁾. MORGAN et ses collaborateurs passent rapidement sur la dominance et définissent les « facteurs », c'est-à-dire l'hérédité, par la ségrégation ⁽²⁾. Au dire de MORGAN, d'ailleurs, la dominance n'a aucune importance théorique ⁽³⁾. La raison qu'il en donne montre à quel point cet auteur se laisse égarer par de pures apparences : lorsque, dit-il, l'accouplement de deux variétés produit une série ininterrompue d'intermédiaires, lequel des deux caractères appellera-t-on dominant ? Si puéril qu'il soit, cet argument résume néanmoins la pensée du plus grand nombre des biologistes qui s'intéressent actuellement à l'étude de l'hérédité : du moment que les manifestations extérieures d'un processus ne rentrent pas dans la règle qu'ils ont édictée, ce processus n'a plus aucune importance.

Le procédé consiste, en fait, à supprimer la première génération et, par conséquent, à ne voir qu'une face du problème. Pour l'embrasser dans son entier, il faut, de toute évidence, examiner avec un soin égal tous les effets d'un croisement ; il semble même inutile de dire que les effets immédiats doivent nous préoccuper dès l'abord. Si, pour préciser, chez les descendants *médiats* d'animaux ou de végétaux blancs accouplés avec leurs congénères colorés, la réapparition de la coloration blanche présente certainement un grand intérêt, la disparition de cette

(1) BATESON, *Mendel's principles*.

(2) MORGAN, STURTEVANT, MULLER and BRIDGE. *Op. cit.*

(3) MORGAN. *A critique*, p. 59.

coloration blanche chez les descendants *immédiats* n'en présente pas moins. Chez ces descendants, le phénomène consiste, précisément, dans la modification d'ensemble de la substance des parents, qui se traduit par la disparition de la coloration blanche. Il s'agit de savoir comment et dans quelles conditions, outre la double continuité qui ne fait pas doute, persiste la double similitude momentanément voilée par l'apparence superficielle.

De toute nécessité, il importe de chercher ce qui se cache derrière cette apparence. Peut-on oublier, en effet, que les produits de première génération résultent de l'interaction directe des gamètes? Quel que soit le résultat morphologique de cette interaction, de quel droit affirmerions-nous qu'elle ne change rien à l'état des parties constitutives des gamètes? En tout état de cause, qu'il corresponde à la dominance ou à un aspect intermédiaire, ce résultat est la première manifestation de l'union des gamètes, et l'on ne saurait soutenir sérieusement que cette manifestation soit dénuée d'importance. Puisque l'interaction a lieu, puisque, dans l'ordre chronologique, elle affecte la première génération, elle conditionne *nécessairement* les générations suivantes. En conséquence, si la ségrégation s'effectue, elle dépend des conditions dans lesquelles l'interaction a lieu. Nous commettrions une grave erreur de méthode en procédant d'une autre manière, en subordonnant la première génération aux suivantes. NAUDIN, du reste, ni MENDEL, n'ont commis cette erreur. Le premier insiste sur l'uniformité des hybrides de première génération et le second montre, par ses conclusions mêmes, qu'il ne songe pas à réduire tous les faits au processus de disjonction et aux proportions numériques qui l'accompagnent. Eblouis, sans doute, par une apparence mathématique, les successeurs de MENDEL voient l'hérédité à travers des formules et, croyant avancer, ils piétinent sur place, si même ils ne reculent pas.

Ici, comme partout, il est indispensable de rechercher l'essence des phénomènes et leur liaison. Or, si les hybrides F_1 sont, le plus ordinairement, tous semblables entre eux par leur aspect, cet aspect tient parfois uniquement de l'un des parents, parfois il tient des deux, parfois encore il en diffère plus ou moins. Quant aux produits de la deuxième génération et des

suivantes, souvent morphologiquement dissemblables, ils se répartissent suivant les règles de la ségrégation, — souvent aussi, morphologiquement comparables, ils conservent un aspect intermédiaire, — et souvent encore, ils constituent une série continue entre l'aspect des deux parents. Ces diverses éventualités peuvent se réaliser dans la descendance d'un même couple. Il faut donc réunir l'ensemble de ces cas dans une explication générale où chacun trouve sa place sans le secours d'hypothèses accumulées.

Les faits morphologiques que nous devons soumettre à l'analyse se répartissent assez naturellement en six catégories différentes :

1) *Dominance complète*. — Les caractères extérieurs de l'un des parents apparaissent seuls chez les descendants immédiats; mais les caractères extérieurs de l'autre parent reparaissent, dans une proportion donnée, dès la deuxième génération.

2) *Absence de dominance*. — Chez tous les individus de première génération, les caractères des deux parents apparaissent simultanément; la ségrégation a lieu souvent, *mais non pas nécessairement*, à la deuxième génération.

3) *Mode en série continue*. — Toutes les générations, y compris la première, sont composées d'individus semblables à chacun des deux parents, ainsi que d'individus formant ensemble une série d'intermédiaires entre ces deux parents.

4) *Dominance réciproque*. — Le résultat de certains croisements change suivant que l'une des formes accouplées appartient à un sexe ou à l'autre. Ainsi l'Anesse et le Cheval donnent le Bardeau, tandis que l'Ane et la Jument donnent le Mulet.

5) *Dominance transitoire*. — Avec l'âge, les caractères de l'un des parents s'effacent, tandis que ceux de l'autre apparaissent.

6) *Dominance définitive*. — Les individus de première génération ressemblent à l'un des parents et donnent, indéfiniment, des produits semblables à eux; les caractères de l'autre parent disparaissent définitivement.

Ces catégories n'ont rien d'absolu. J'ai montré, par l'exemple des Souris gris foncé, issues d'accouplement *noir* $\times$ *gris*, que le même couple se comporte suivant l'un ou l'autre mode. TOWER, auparavant, avait expérimentalement fourni des indications du

même ordre. En d'autres cas, la dominance change d'un individu à l'autre, dans une même portée ou dans des portées successives, ce qui m'a amené à parler de polymorphisme ; enfin, les récessifs, qui sont censés ne jamais produire de dominants, en produisent parfois, cependant. Il ne s'agit donc pas de prendre les faits au point de vue statique, comme les mendéliens ont trop tendance à le faire ; il faut envisager constamment les conditions dans lesquelles s'effectuent les accouplements.

De ces faits, tous bien contrôlés, les généticiens n'ont donné, ni tenté de donner aucune explication véritable. Les plus précis d'entre eux mettent la dominance sur le compte de l'action d'un « facteur » sur l'autre, de l'influence chimique du « facteur » dominant, qui mettrait en « latence » le facteur récessif. D'autres font appel à des forces mystérieuses dérivées de « l'énergie vitale » de WEISMANN, tels les « facteurs de dominance » de E. B. WILSON ⁽¹⁾. Satisfaits, sans doute, par ces solutions verbales, tous se gardent d'insister et de chercher à préciser le sens de leurs « explications ». Aucun n'aborde le problème lui-même ; la dominance devient une propriété variable des « facteurs » dont la ségrégation serait la propriété constante.

3. Mécanisme de l'hérédité

L'ensemble des données acquises nous met en mesure d'essayer de comprendre tous ces processus et leur mécanisme. Celui-ci résidant incontestablement dans la manière dont se comportent, au cours de la fécondation, les substances plastiques constitutives des gamètes, le problème se ramène à rechercher les divers modes possibles de ce comportement. Sur la nature véritable des relations qui existent entre ces substances plastiques et les caractères extérieurs, nous ne nous arrêterons pas, tout d'abord, l'étude de ces relations exigeant

⁽¹⁾ E. B. WILSON. Mendelian inheritance and the purity of the gametes. *Science*, 1906.

l'examen préalable des phénomènes à une autre échelle : il convient de procéder par approximations successives.

A. *Le point de vue morphologique.* — Nous plaçant alors dans l'hypothèse d'un croisement entre races pures, voyons comment les diverses éventualités cadrent, à la première génération, avec les faits relatifs à l'interaction des gamètes.

a) La dominance mendélienne proprement dite ne soulève aucune difficulté d'interprétation. Lorsque l'accouplement d'une Souris grise avec une Souris blanche donne exclusivement naissance à des Souris grises, nous nous rendons compte que le gamète de l'individu blanc demeure, en tout ou partie, inactif sous l'action du gamète de l'individu gris. Le fait que la ségrégation se produit à la deuxième génération prouve, d'ailleurs, que la récessivité dépend bien d'une simple inactivité et non d'une destruction de la substance du gamète.

b) L'absence complète de dominance, processus exactement inverse du précédent, ne soulève pas plus de difficulté d'interprétation. Ici, en effet, l'accouplement de deux individus de race pure donne des individus différant à la fois des deux parents, qu'ils aient un aspect intermédiaire ou un aspect nouveau, sans rapport évident avec celui de l'un ou l'autre parent. La production de Souris jaune gris, jaune foncé, gris foncé, obtenue dans mes élevages, exprime nettement le phénomène, ainsi que tous les cas qui rentrent dans le mode *Zea*. Suivant toute évidence, les deux gamètes unis exercent l'un sur l'autre une influence exactement comparable ; que leur substance devienne partiellement inactive ou demeure complètement active, tous deux prennent une part égale au développement de l'individu. Tout se passe comme si ces deux substances se mélangeaient d'une façon assez intime. En tout cas, l'aspect extérieur résulte d'échanges complexes que les deux substances effectuent entre elles, directement ou indirectement ; et l'on conçoit que cette interaction produise un aspect nouveau paraissant intermédiaire.

Les deux phénomènes, dominance complète et production d'intermédiaires, répondent donc à deux modalités d'un même processus. L'opposition que les généticiens ont vue entre eux

réside uniquement dans l'aspect extérieur et ne correspond à aucune réalité. Dans les deux cas, la considération des faits cytologiques montre la similitude fondamentale entre la substance des parents et celle des descendants ; elle nous amène, en outre, à placer entre ces deux modalités extrêmes de l'interaction des gamètes, deux autres modalités pour l'interprétation desquelles les généticiens ont fait de grands efforts d'imagination.

La première est celle d'où résulte la panachure ; elle se rapproche incontestablement des faits d'absence de dominance, et les formes panachées appartiennent au groupe des formes intermédiaires ; la dominance, toutefois, persiste en partie. En effet, lorsqu'une Souris grise accouplée avec une Souris blanche donne naissance à des Souris dont le pelage est gris dans son ensemble, mais porte quelques taches blanches, ce résultat tient, à la fois, de la dominance et de l'absence de dominance. L'un des gamètes provoque évidemment l'inactivité de l'autre, atténue, du moins, son activité. Il s'ensuit que les deux gamètes prennent part au développement, bien que d'une manière inégale ; le gamète du parent gris prédomine, il ne domine pas, et le gamète du parent blanc fait sentir son action. Mais la panachure même offre toutes les transitions entre la dominance et la forme strictement intermédiaire ; les plages blanches grandissent parfois, tandis que l'étendue du gris diminue et, chez certains individus, les deux teintes se partagent la robe en parties égales. Le blanc peut d'ailleurs continuer à gagner sur le gris, jusqu'à le réduire à sa plus simple expression. Tous les degrés existent donc dans la part que les deux gamètes unis prennent au développement, et rien ne montre mieux l'identité fondamentale du processus qui aboutit à la dominance ou à l'absence de dominance.

Nous arrivons, dès lors, à comprendre qu'une interprétation très comparable, plus délicate cependant, s'impose pour une deuxième modalité. Il s'agit de la production des formes en *Série-continue*, consécutives à l'accouplement de deux races pures. Les croisements de Volailles à crête simple avec des Volailles à crête en forme de Pois en fournissent un très remarquable exemple, puisque, accouplées entre elles, ces deux races donnent naissance à quelques individus porteurs d'une

crête simple, à quelques autres porteurs d'une crête en Pois, et à un plus grand nombre d'autres portant des crêtes de formes intermédiaires en série continue. Les croisements de Souris grises et de Souris noires donnent parfois, nous l'avons vu, un résultat analogue : dans la même portée existent côte à côte des individus noirs, des gris et toute une série d'autres à teintes graduées entre le gris et le noir.

Les généticiens renoncent, implicitement du moins, à interpréter ces cas suivant les règles mendéliennes strictes, ils restent dans l'expectative. En faisant appel à la fois aux résultats de mes élevages et aux données expérimentales précédemment exposées, on parvient à un degré d'approximation assez satisfaisant. Dans ces formes en série, il faut considérer, d'une part, les extrêmes, et d'autre part les intermédiaires. Les extrêmes se ramènent, en somme, à un cas de dominance renversée, puisque soit l'un, soit l'autre des caractères considérés apparaît seul chez certains individus. Quant aux intermédiaires, ils ont toutes les apparences d'un mélange des extrêmes, mais d'un mélange en proportions variées, ce terme de mélange n'ayant ici qu'un sens purement morphologique. La dominance et l'absence de dominance se trouvent donc réalisées dans la descendance d'un même couple, voire dans une même portée, avec tous les degrés possibles. A considérer les faits d'un point de vue statique, cette interprétation ne soulève aucune objection.

Mais, à un point de vue dynamique, le fait que toutes les formes se rencontrent simultanément dans une même portée, dérivent d'un seul et même couple, offre une difficulté. On serait logiquement tenté d'admettre que dans un individu donné les qualités du sarcode des gamètes sont assez comparables d'un gamète à l'autre et devraient se comporter constamment de la même manière, ce qui a lieu, du reste, dans un assez grand nombre de cas. Toutefois, les expériences de TENNENT prouvent que les variations d'acidité de l'eau de mer modifient sensiblement l'interaction des gamètes et la modifient de manière graduée, en corrélation du degré d'intensité de ces influences. Ces expériences éclairent et confirment les faits constatés par VERNON ⁽¹⁾, chez les Oursins, de dominance paternelle en hiver

⁽¹⁾ H. M. VERNON. The relations between the hybrid and parental Forms of Echinoïd larvæ. *Proc. roy. Soc. London*, 1898, p. 228.

et maternelle en été ; VERNON invoquait l'état de maturité des produits sexuels, tandis que DONCASTER ⁽¹⁾ y voyait l'effet de la température. La maturité des gamètes n'intervient probablement à aucun titre ; l'influence thermique paraît beaucoup plus vraisemblable, mais elle n'est qu'un élément de l'influence saisonnière en général. Si elle se fait sentir chez les Oursins en modifiant l'eau de mer, elle exerce également son action sur d'autres organismes, quoique, forcément, par d'autres moyens, parmi lesquels la température, l'éclairement, l'état hygrométrique entrent en ligne de compte. C'est ainsi que FEDERLEY ⁽²⁾ a observé un renversement marqué de la dominance dans le croisement de deux Lépidoptères (*Pigæra pigra* × *P. curtula*) : les produits de la génération du printemps ressemblent au premier et ceux de la génération d'été au second. De même, les expériences de TOWER ⁽³⁾ font ressortir l'action de la température et de l'humidité dans les résultats de l'interaction des gamètes *d'un même couple de Chrysomèles*.

Le rôle des incidences externes ne saurait donc faire aucun doute et il convient de ne pas le méconnaître. Ce rôle ressort d'ailleurs de mes propres observations. J'ai précédemment montré, en effet, que dans les accouplements de Souris noires avec des Souris grises, les portées renfermant des formes intermédiaires succédaient constamment, pour un même couple, à des portées renfermant la forme dominante seule ou les deux formes parentes. Des couples de Souris, tout comme des couples de Chrysomèles, subissent donc des variations assez marquées pour que l'aspect de leurs produits change d'une portée à l'autre. Tout se passe comme si ces couples se trouvaient soumis d'une façon intermittente à une action modificatrice. S'il ne m'a pas été donné de pouvoir préciser cette action dans ce cas particulier, j'ai rappelé toutes les raisons qui autorisent à admettre, au point de vue qui nous occupe, la sensibilité des organismes vis-à-vis des influences extérieures. Que cette sensibilité soit considérable ou faible, qu'elle soit saisonnière ou permanente, peu importe, et toutes les éventua-

(1) L. DONCASTER. Experiment in Hybridization with especial reference to the Effect of condition on dominance. *Philos. transactions*, 1903, p. 119.

(2) H. FEDERLEY. Vererbungstudien an der Lepidopteren Gattung *Pigæra*. *Arch. für Rassen*, 1911.

(3) TOWER. *Op. cit.*, 1910.

lités doivent être tenues pour réalisables ⁽¹⁾. De plus, les conditions externes n'étant pas nécessairement les mêmes pour chaque gamète, le résultat de leur interaction ne sera pas le même dans tous les cas ; parfois l'un d'eux rendra l'autre inactif et réciproquement, parfois leurs systèmes d'échanges se combineront dans des proportions variées.

Constamment, en tout cas, la manifestation morphologique reste limitée à certaines possibilités ; elle oscille entre deux extrêmes et les intermédiaires sont plus ou moins nombreux, exprimant un véritable polymorphisme. Nous nous trouvons ainsi conduits à rattacher au mode en *Série-continue* les faits caractérisés par l'apparition de formes qui se succèdent sans règle apparente dans la suite des générations, telle la panachure caudale qui domine le pelage uniforme ou est dominée par lui, telles encore les hyperdactylies qui ne semblent obéir à aucune règle héréditaire précise, et dérivent parfois d'individus porteurs d'une autre anomalie des membres, l'absence de tibia osseux.

Suivant toutes probabilités, les divers animaux chez lesquels on observe ces faits de polymorphisme ont une sensibilité spéciale à l'action des influences externes ; ce qui les caractérise donc, ce n'est pas une disposition locale plus ou moins variable, mais un certain état général particulièrement sensible aux fluctuations du milieu. J'ai précédemment montré la nécessité où nous sommes d'admettre un pareil état général ; il n'y a pas lieu d'y insister.

Traduire ainsi les faits n'en donne assurément pas une explication complète, mais offre l'avantage de rester dans le domaine des données concrètes. Cela vaut mieux, en tout état de cause, que les solutions verbales proposées sous le nom de « mutations infixables », de « facteurs à potentialité variable », ou telle autre analogue. Au lieu de masquer les faits sous de vaines étiquettes, rattachées les unes aux autres par une floraison exubérante d'hypothèses, nous enchainons les faits en rapprochant les plus disparates en apparence et en cherchant leurs points de contact. Tous les processus de la première génération se relient entre eux de la façon la plus naturelle et sans aucune exception. Certes, l'influence des agents externes sur

(1) V. p. 59.

l'interaction des gamètes ne se traduit pas forcément toujours par des changements de la dominance ; seulement les changements de cet ordre soulignent l'importance, trop souvent niée, du milieu dans la constitution des sarcodes et les phénomènes héréditaires.

Dans tous les cas, la constitution des sarcodes ne doit jamais être négligée. Quelle que soit son origine, elle entre toujours pour une part égale dans l'interaction des gamètes l'un avec l'autre ou avec le milieu. C'est à cette constitution, par exemple, qu'il faut attribuer les phénomènes de renversement de la dominance qui se produisent dans les croisements réciproques. Entre le Mulet issu de l'accouplement *Jument* $\times$ *Ane* et le Bardeau issu de l'accouplement *Anesse* $\times$ *Cheval*, les différences sont assez sensibles pour avoir attiré l'attention depuis des temps très anciens. D'autres faits comparables sont également connus. Les Pois à graine anguleuse, fécondés par des Pois à graine denticulée, donnent des Pois à graine ronde, tandis que le croisement inverse donne des Pois à graine denticulée. La fécondation de *Cistus ladaniferus* par *C. hirsutus* pratiquée par M. GARD ⁽¹⁾ donne des hybrides à feuilles lancéolées, tandis que la fécondation réciproque donne des plantes à feuilles ovales et obtuses. De même, les produits de *C. salvifolius* par *C. populi-folius* sont parfaitement uniformes, tandis que le croisement inverse donne des formes en série continue. Chez les Lépidoptères, COUTAGNE a observé que le croisement des races de Ver à soie *Chang-haï* $\times$ *Jaune Var* donnait des cocons d'un poids moyen de 165 ctg. tandis que le croisement *Jaune Var* $\times$ *Chang-haï* donnait des cocons d'un poids de 172 ctg. ⁽²⁾. TUTT, chez les Zygènes, a relevé de nombreux faits du même ordre ⁽³⁾. On en trouverait, du reste, dans tous les groupes de plantes ou d'animaux.

Ces faits indubitables s'accordent mal, paraît-il avec l'hypothèse factorielle ; aussi PLATE ⁽⁴⁾ les nie-t-il, simplement. Il prétend, en particulier, que si l'on met en série un certain nombre

⁽¹⁾ M. GARD. *Op. cit.*

⁽²⁾ G. COUTAGNE. *Op. cit.*, p. 117.

⁽³⁾ J.-W. TUTT, *A natural history of the British Lepidoptera*, t. V, 1908.

⁽⁴⁾ PLATE. *Op. cit.*

de Mulets et de Bardeaux, on trouve tous les passages entre l'Ane et le Cheval. Mais PLATE ne dit pas, et pour cause, si les individus les plus voisins du Cheval sont indifféremment des Mulets ou des Bardeaux et inversement. Il garde un silence complet sur tous les faits de ce genre ou les mentionne sous une rubrique différente, sans soupçonner leur vraie nature ; c'est ainsi qu'il expose des faits de dominance patrocline qui sont précisément des faits de croisements réciproques : *OEnothera muricata* ♀ $\times$ *OE. biennis* ♂ donne un produit très voisin de *biennis*, tandis que *OE. biennis* ♀ $\times$ *OE. muricata* ♂ donne un produit très voisin de *muricata*. Cette contradiction ⁽¹⁾ achève de rendre la dénégation de PLATE tout à fait ridicule. Au demeurant, la dénégation provient, sans doute, de la difficulté que les généticiens éprouvent à mettre les faits en formules. BATESON y est parvenu dans le cas des Pois ; il se déclare satisfait en pensant que les Pois à graine anguleuse ne renferme pas le caractère denticulé. Je m'étonne qu'il n'ait pas imaginé mieux que cela. Sans grand effort, en effet, j'ai découvert une formule qui convient à tous les besoins. Il suffit de faire l'hypothèse d'un « facteur spécifique » S, de supposer que ce facteur domine dans l'un des sexes, mais est à dominance variable. Cette succession d'hypothèses ne saurait effrayer un néo mendélien... Pour ma part, je préfère m'en tenir aux constatations positives de TENNENT et de BALTZER qui montrent des différences cytologiques considérables dans les fécondations réciproques ⁽²⁾. L'origine de ces différences remonte au fait même de la sexualité ; elles existent dans tous les cas. Elles ne se traduisent pas toujours d'une manière visible, mais quand elles le font, il est fort inutile, pour les interpréter, de recourir aux explications purement verbales ou aux dénégations.

Ainsi, sans sortir des données positives et sans faire appel à aucune hypothèse indépendante de ces données, nous parvenons à rendre compte des apparences morphologiques des produits de la première génération issue de croisements entre races pures.

Quelles que soient ces apparences, toutefois, elles n'ont pas

⁽¹⁾ PLATE. *Op. cit.*, p. 193.

⁽²⁾ V. p. 485.

de relation nécessaire avec celles des produits des générations ultérieures. Même, n'est-ce pas cette indépendance apparente qui a provoqué, de la part des généticiens, l'oubli de la première génération d'hybrides. Celle-ci, pourtant, — faut-il le dire — ? est la condition immédiate, inéluctable des suivantes, qui en dérivent par voie de continuité. Nous devons, par suite, porter toute notre attention sur la diversité des rapports morphologiques constatés entre les générations; elle a certainement, quant à l'essence des phénomènes une signification profonde.

Pour la comprendre, il ne suffit pas de déclarer, *à priori*, sans intérêt, tout ce qui concerne la première génération; il faut, bien au contraire, examiner soigneusement les individus qui la composent et les comparer à ceux qui composent la seconde; il faut abandonner l'idée préconçue que la ségrégation est un phénomène nécessaire. Pareille idée entraîne à considérer l'interaction des gamètes comme un processus négligeable, alors que tout ce qui précède fait ressortir l'influence considérable qu'il exerce sur la suite des événements.

Certes, la ségrégation a lieu dans nombre de cas; mais dans nombre d'autres elle fait incontestablement défaut, et ce ne sont pas les hypothèses fantaisistes sur la multiplicité des « facteurs » qui peuvent lui donner une réalité. L'essentiel est donc de rechercher par les faits comment ces deux séries de cas s'accordent avec les données cytologiques.

Dans le cas classique où l'un des gamètes domine l'autre à la première génération et où la disjonction se produit à la seconde, il paraît bien évident que les substances paternelles et maternelles se séparent au cours de la formation des éléments sexuels, si bien que ceux-ci peuvent être considérés comme de « race pure ». La séparation s'effectue aussi, de la même façon, lorsque les individus de première génération sont intermédiaires, à des degrés divers, entre les deux formes parentes. On doit admettre que si les substances initiales ont pris une part égale à la constitution de l'individu, elles n'ont contracté, néanmoins, aucun rapport durable. Dans ces deux circonstances, et envisageant la suite des générations, on peut parler d'*hérédité alternative*, ce qui ne signifie pas, d'ailleurs, que les gamètes demeurent toujours, après disjonction, exactement comparables

aux gamètes des ascendants, la « pureté » n'étant jamais que relative.

Mais, en d'autres circonstances, l'idée d'une union plus durable des éléments sexuels, résultant de processus complexes, s'impose à tout esprit dénué de parti pris. Parfois la dominance se maintient indéfiniment, ainsi que l'observe COUTAGNE ⁽¹⁾ dans le croisement d'une race mélanique de Vers à soie avec une race française blanche. A la première génération, les Papillons sont tous « plus ou moins noirâtres, et l'accouplement de deux Papillons choisis parmi les plus noirs a toujours donné une nouvelle génération de Papillons à ailes encore plus foncées ». TOWER, chez les Chrysomèles, obtient des résultats tout à fait superposables. Dans certaines conditions de température et d'humidité, un couple *Leptinotarsa signaticollis* $\times$ *L. diversa* donne des produits uniformes d'aspect *signaticollis* qui, accouplés entre eux, ne présentent aucune ségrégation. Un autre couple *L. undecimlineata* $\times$ *L. signaticollis* se comporte de même ; il donne, en F₁, des individus du type *undecimlineata* qui se multiplient, sans se disjoindre, durant six générations ⁽²⁾. Assurément, il est facile d'invoquer, comme l'a fait BATESON, sans viser spécialement aucun cas, un phénomène de parthénogenèse analogue à celui que l'on provoque en unissant des gamètes de Mollusques ou d'Annélides avec les gamètes d'Oursins. Mais TOWER repousse explicitement cette interprétation, car il n'a jamais observé de parthénogenèse naturelle chez les Chrysomèles et que, de plus, les mêmes couples se comportent tout différemment, dans d'autres conditions. Au surplus, les détails fournis par COUTAGNE empêchent d'admettre l'idée de parthénogenèse en ce qui concerne les Vers à soie, car certains caractères extérieurs du cocon ou de la chenille des hybrides rappellent les parents à ailes blanches. Nous sommes ainsi conduits à concevoir une sorte de suppression physiologique, au moins partielle, de la substance de l'un des deux gamètes par l'autre.

Les cas de ce genre semblent peu fréquents. Assez souvent, au contraire, on observe la production d'individus présentant

(1) G. COUTAGNE. *Op. cit.*, p. 140.

(2) TOWER. *Op. cit.*, pp. 295 et 296.

(3) BATESON. *Mendel's principles*.

un aspect intermédiaire entre celui des deux parents et donnant naissance à des descendants d'aspect également intermédiaire. Parfois, les individus F_2 s'écartent davantage du type moyen que ceux de F_1 et, de ce fait, les généticiens ont tiré argument pour admettre un processus de ségrégation portant sur une multiplicité de « facteurs semblables ». Seulement, toutes les subtilités n'empêchent pas que, dans nombre de cas, les individus des diverses générations demeurent comparables entre eux. Les Souris jaune gris, et gris foncé se sont maintenues pendant un grand nombre de générations, et les différences individuelles étaient tout à fait imperceptibles. On connaît, d'ailleurs, des cas analogues, et je me borne à citer les hybrides de deux Papillons (*Pararge egeria* $\times$ *P. egerioïdes*), chez lesquels BATESON lui-même admet l'absence de ségrégation ⁽¹⁾. Bien mieux, accouplés avec l'une des formes parentes, ces hybrides donnent un nouveau produit également intermédiaire et stable, fait entièrement superposable à celui de l'accouplement d'un Mulâtre, hybride F_1 , avec un Blanc, forme parente. Du reste, les panachures, dont on ne saurait contester la stabilité indéfinie, ne sont-elles pas le type de la forme intermédiaire stable, comme je l'ai précédemment indiqué ? Elles le sont au point que, lorsqu'on croise deux panachés différant entre eux par l'étendue des plages blanches, la panachure des produits, tout en se rapprochant de la moins étendue, est cependant un peu plus large, constituant, par suite, un nouvel intermédiaire. Tous les auteurs admettent ces divers faits ; mais ils les négligent complètement, dès qu'il s'agit de l'interprétation générale des processus héréditaires. Et cette négligence n'a aucune raison valable, sinon que la panachure ruine de fond en comble l'hypothèse des facteurs multiples et, avec elle, le dogme de la ségrégation nécessaire.

Le mélange des apparences extérieures, et sa persistance dans la suite des générations, reste donc un fait acquis. Toutefois, le mélange ne s'effectue pas toujours dans les mêmes conditions, et il en résulte, évidemment, une stabilité très variable. Aux deux extrêmes, c'est l'instabilité complète et la ségrégation suivant le mode *Zea*, ou la stabilité parfaite et l'absence de

(1) BATESON. *Mendel's principles*, p. 252.

ségrégation. Entre les deux, se placent tous les degrés de stabilité ou d'instabilité partielles, se traduisant par des aspects qui changent suivant les individus et font penser à une sorte de ségrégation limitée, nettement conditionnée par le mode d'interaction des gamètes de race pure. Sur les causes qui provoquent les différences individuelles parmi les produits d'un même couple, nous n'avons aucune donnée positive, car les processus n'ont jamais été examinés qu'à un point de vue statique. Mais, en somme, l'idée d'un mélange, par un moyen ou un autre, rend compte des faits morphologiques d'une manière plus rationnelle que l'hypothèse gratuite des « facteurs multiples » ⁽¹⁾.

Nous parvenons ainsi à réunir dans une conception d'ensemble les faits qui paraissent les plus disparates, puisque, en définitive, nous ne trouvons aucune différence de nature entre les deux formes d'hérédité, l'alternative et l'intermédiaire. Toutes deux se relient par une série de transitions, et ne sont que des manifestations de l'interaction des gamètes au cours de fécondations plus ou moins hétérogènes. Les généticiens, on ne sait pourquoi, s'appliquent à opposer ces deux formes, employant toute leur subtilité à prouver que la seconde n'existe pas ; ils n'aboutissent, d'ailleurs, qu'à multiplier les hypothèses et les invraisemblances.

B. *Le point de vue cyto-physiologique.* — Pénétrons maintenant plus avant dans la question et tâchons de nous représenter le mécanisme cyto-physiologique qui est à la base de toutes les apparences. Il ne suffit pas, en effet, de considérer chaque gamète en bloc. Puisque chacun d'eux est un ensemble complexe d'un très grand nombre de substances plastiques, il faut essayer de comprendre comment se comportent ces substances au moment de la fécondation. J'ai précédemment indiqué que chacune de ces substances n'avait, dans le complexe, qu'une valeur relative, car ses affinités, comme celles

(1) Les processus atteignent parfois un degré de complexité extrême. Ainsi BIFFEN (1906), associant du Blé à longue glume avec du Blé à courte glume, obtient des hybrides à longue glume. Mais ceux-ci donnent, en F_2 , du Blé à glume intermédiaire qui subit, à son tour, une ségrégation régulière en F_3 . Tout se passe comme si, sous l'influence réciproque des gamètes au cours de la fécondation, les deux substances se désagrégeaient l'une de l'autre par étapes. Mais il est intéressant de constater que, du point de vue exclusif de la ségrégation, BATESON déclare ne pas comprendre (*Mendel's principles*, p. 258).

de tout corps chimique, ne s'exerce qu'en fonction des autres corps en présence desquels elle se trouve. En admettant donc qu'une substance, ou qu'un groupe de substances, corresponde à l'apparition d'une partie déterminée d'un organisme, elle n'y correspond que dans le complexe considéré et dans les conditions de milieu normales de ce complexe.

Cela posé, quels changements la fécondation entraîne-t-elle dans le complexe de chacun des gamètes et comment les diverses substances se comportent-elles les unes par rapport aux autres? Les deux cas extrêmes de la dominance et de l'absence de dominance doivent être, encore ici, examinés séparément.

Il y a dominance, avons-nous vu, lorsque l'un des gamètes rend physiologiquement inactif tout ou partie de l'autre gamète. Si la dominance portait constamment sur l'ensemble des propriétés de l'un des gamètes, le mécanisme du phénomène se réduirait à un processus fort simple, l'action directe d'un sarcode tout entier sur l'ensemble d'un autre sarcode. Mais la réalité est certainement tout autre. Les races pures croisées diffèrent souvent par plus d'un caractère extérieur, et les individus de première génération ressemblent à la fois à l'un et à l'autre parent. En accouplant une Souris *grise* à pattes *luxées* avec une Souris *blanche* à pattes *normales*, on obtient des Souris *grises* à pattes *normales*. La dominance appartient donc au père ou à la mère suivant que l'on considère la teinte du pelage ou l'état des pattes. Il ne suffit donc plus d'opposer un complexe à un autre.

Faudra-t-il alors opposer des parties à d'autres parties et admettre que les substances ou groupes de substances exercent les unes sur les autres une action élective? Cette hypothèse reviendrait à attribuer une affinité particulière aux substances plastiques qui, *en fonction d'un complexe*, correspondent à des caractères extérieurs paraissant s'exclure. Réunies par l'effet de la fécondation, ces substances s'attireraient, s'influenceraient, du moins, directement. Les néo-mendéliens admettent, d'ailleurs, une action de cet ordre, puisque, suivant eux, un « facteur » domine, masque ou inhibe un autre « facteur ». Mais ce mécanisme paraît peu probable, il n'a, dans tous les cas, d'autre fondement actuel qu'une hypothèse entièrement gratuite, car nous ne savons rien, à cet égard, des pro-

priétés des substances plastiques, et rien ne nous autorise à les préciser. Surtout, nous ignorons entièrement ce que signifie l'opposition que, du point de vue morphologique, on déclare exister entre deux « caractères ».

Les faits connus conduisent à une manière de voir tout à fait différente. Lorsque l'union des gamètes a lieu, il se produit une interaction très vive entre les deux sarcodes. Il s'ensuit un brassage des parties constitutives, d'où résulte un nouveau complexe, qui est l'œuf. Dans ce nouveau complexe, toutes les substances plastiques ne trouvent évidemment pas des conditions favorables à leur activité physiologique, et elles ne prennent pas nécessairement aux échanges du complexe la part qu'elles y prennent, quand elles se trouvent dans d'autres conditions. Parmi ces substances ainsi rendues inactives ou moins actives, les unes proviennent de l'ovule, les autres du spermatozoïde. Mais quelle que soit leur origine, leur absence physiologique influe sur le développement de l'œuf, et il en résulte, pour l'individu qui en dérive, un aspect extérieur corrélatif. Comparant cet aspect extérieur à celui des parents, nous concevons entre ces « caractères », dont les uns dominant les autres, un véritable « antagonisme ». Ce ne peut être qu'une formule verbale, car le fait de « dominance incomplète », le fait qu'un caractère extérieur peut être remplacé par une série d'autres, qui ne lui sont ni plus ni moins opposés, ruinent à eux seuls l'idée que pourrait recouvrir le terme d'« antagonisme ». De toutes façons, l'apparence extérieure de dominance ou de récessivité doit se comprendre comme la résultante d'un processus d'ensemble, plutôt que comme l'effet local de l'interaction directe de deux parties isolées dans le sarcode.

Plus tard, lorsque la gamétogenèse se produira dans l'individu de première génération, un nouveau remaniement des substances plastiques entraînera la répartition de ces substances dans les différents gamètes, il en pourra résulter une ségrégation.

Celle-ci soulève alors une nouvelle question. Lorsque les parents de race pure diffèrent par plus d'un caractère extérieur, la ségrégation s'effectue de telle sorte, nous l'avons vu, que ces divers caractères, au lieu d'être groupés, chez les indi-

vidus de deuxième génération, de la même manière que chez les parents purs, sont souvent répartis d'une autre façon. Tout se passe comme s'il se produisait un véritable chassé-croisé. En accouplant une Souris *grise* et *normale* avec une Souris *blanche* et *luxée*, tous les individus F_1 sont *gris* et *normaux* ; mais parmi les individus F_2 , un certain nombre sont *gris* et *luxés*, d'autres *blancs* et *normaux*. Quel est le substrat cytologique de ce fait morphologique ? Ce fait dépend, suivant toute vraisemblance, du mode de répartition des substances plastiques ; la présence de l'une ou de plusieurs d'entre elles dans un complexe sarcodique entraîne l'apparition d'un membre luxé, tandis que la présence d'une ou plusieurs autres entraîne l'apparition d'un membre normal, et ainsi de suite : on ne peut se soustraire à cette conséquence de l'ensemble des données acquises. Revenons-nous alors, par une pente fatale, à la conception des particules représentatives ? Devons-nous admettre que les substances *déterminent* nécessairement un « caractère » et le *représentent* en toutes circonstances ?

Quelque frappants que soient les faits morphologiques, ils ne contredisent pas néanmoins notre point de vue général. Nous avons admis qu'une substance plastique ne produit un effet qu'en fonction du complexe auquel elle appartient ; cet effet n'est pas purement local, tous les composants d'un complexe s'influencent réciproquement, et le « caractère » n'est que la manifestation localisée de cette interaction générale. La contradiction n'existerait que si, en passant d'un complexe dans un autre, les substances plastiques trouvaient des conditions nouvelles très différentes des anciennes, et qu'il en résultât néanmoins le même effet local. Mais l'éventualité d'un changement marqué des conditions ne se produit que très exceptionnellement. Dans l'immense majorité des croisements expérimentaux, les organismes de race pure utilisés sont fort voisins ; ils dérivent d'une souche commune proche, de sorte que les complexes qui les constituent renferment un grand nombre de substances plastiques semblables et réalisent des conditions très analogues. Ces complexes, pourtant, diffèrent dans une certaine mesure, et leurs différences tiennent à des modifications constitutionnelles légères, localisées sur une ou plusieurs substances plastiques. Mais les substances modifiées conservent

une étroite analogie avec celles dont elles dérivent ; les unes et les autres appartiennent à cette catégorie récemment désignée par G. URBAIN sous le nom d'*homéomères* ⁽¹⁾, comprenant les corps capables de se remplacer dans un système et de s'y comporter de manière analogue. Si tous ces corps ne possèdent pas exactement les mêmes propriétés, ils en possèdent, cependant, d'assez semblables. Dès lors, nous parvenons à comprendre que les arrangements divers, auxquels donne lieu la redistribution des substances plastiques entre les gamètes, aboutissent à des complexes comparables, et tels qu'ils développent les mêmes propriétés de ces substances plastiques.

Il en est ainsi chaque fois que la fécondation met en présence des complexes peu hétérogènes. Dès que l'hétérogénéité augmente, ces complexes se comportent tout autrement. Les uns par rapport aux autres, ils constituent alors des milieux tout à fait nouveaux, et les diverses substances plastiques ne produisent plus les mêmes effets. Nous avons vu qu'un certain nombre d'entre elles peuvent disparaître. Sans aller jusque-là, il suffit que leurs propriétés ne s'exercent point dans les conditions normales pour qu'il en résulte des apparences morphologiques inaccoutumées. C'est une source de variations, quelle que soit l'amplitude de celles-ci. Au degré le plus élevé, à la limite même de destruction des substances plastiques, ces variations se confondent avec les monstruosité. Les expériences d'hybridation de NEWMANN fournissent des indications dans ce sens ⁽²⁾ : les œufs de *Fundulus heteroclitus* fécondés par du sperme de Maquereau (*Scomber scombrus*) ou même par du sperme d'un autre *Fundulus* (*F. maialis*) produisent des organismes tératologiques qui témoignent d'une interaction très anormale des substances plastiques en présence. Ne manifestant pas les mêmes propriétés que dans les conditions habituelles, elles engendrent un aspect extérieur forcément différent de l'aspect habituel. Cela n'aurait pas lieu si ces substances étaient vraiment capables de produire toujours les mêmes résultats indépendamment des circonstances. Mais elles ne pos-

(1) G. URBAIN. L'homéométrie, Essais de systématisation des Analogies physico-chimiques. *Revue Scientifique*, 1917, p. 449.

(2) H. H. NEWMANN. On the production of monsters by hybridization. *Biolog. Bull*, XXXII, 1917, p. 306.

sèdent pas cette propriété que les néo-mendéliens attribuent aux « facteurs ». Une pareille conception n'a pu naître qu'à la suite d'une grave erreur morphologique. Observant des dispositions analogues chez des organismes très différents, divers auteurs ont admis, sans autre examen, que ces dispositions dépendaient du même « facteur ». Ils n'hésitent pas à parler, par exemple, de la « panachure » en général, sans tenir compte de l'organisme chez lequel ils l'examinent. Cette manière de « comprendre » les phénomènes se réfute elle-même par le seul ridicule qui en émane ; peut-être convient-il, pourtant, de faire remarquer que, même chez des êtres très voisins, voire chez des individus de même famille, des apparences analogues correspondent, sans discussion possible, à des constitutions très différentes. Le jaune des Souris n'est pas le jaune des Lapins, du moins les croisements *gris* $\times$ *jaune* donnent des résultats exactement contraires. Bien mieux, chez les Souris, le pelage jaune accompagné de pigmentation des yeux et le pelage jaune sans pigmentation des yeux donnent aussi, dans les croisements, des résultats non concordants. Chez les Souris encore, l'aspect panaché est tantôt récessif, tantôt dominant par rapport à l'uniformité du pelage ; il traduit parfois aussi un dimorphisme très net. Dans tous les cas, pourtant, cet aspect résulte de l'accouplement *blanc* $\times$ *gris*. Dès lors, nous devons conclure que l'interaction qui aboutit à ces apparences analogues n'est pas toujours la même, qu'elle aboutit à des constitutions franchement différentes, et que si ce sont les « mêmes » substances qui déterminent l'aspect panaché, elles subissent, du moins, des transformations importantes en manifestant des propriétés très différentes. Mais elles ne peuvent se comporter ainsi que sous l'influence des autres parties du sarcode, si bien que des aspects analogues recouvrent, en réalité, des constitutions fondamentales tout à fait dissemblables.

Parler de « facteurs » pouvant passer indifféremment d'un organisme dans un autre et capables de donner constamment naissance aux mêmes parties ne correspond donc vraiment à aucune donnée positive. C'est, pour employer un mot que MORGAN aime bien appliquer à autrui, une conception « mystique » et sans solidité.

Que deviennent alors les substances plastiques dans la seconde éventualité, lorsque d'un croisement résulte un organisme d'aspect intermédiaire durable ? Du point de vue morphologique, l'idée d'un mélange s'impose dès l'abord. Du point de vue cyto-physiologique, comment ce mélange peut-il être compris ? Admettons-nous, non seulement que les substances plastiques réagissent de manière analogue dans des complexes peu différents, mais encore qu'une influence élective unit deux de ces substances en particulier ? Nous venons de nous expliquer sur ces deux points. Si le premier nous a paru correspondre aux données acquises, nous n'avons pas cru pouvoir admettre le second. Les raisons restent ici les mêmes. Certes, aucune impossibilité de fait n'empêche la réalisation matérielle d'un mélange de substances plastiques ; mais l'explication de l'aspect intermédiaire durable ne la rend pas nécessaire. Il suffit que, par un moyen ou par un autre, les substances analogues dont l'activité, s'exerçant dans le même sens, produit un aspect mixte soient constamment maintenues dans le même complexe. Par la force des choses, ces substances se rencontrent au moment du croisement des individus de race pure, et l'aspect mixte du produit de première génération résulte alors de la part que chacune d'elles prend aux échanges. Quelles que soient leurs relations topographiques dans le complexe, elles se sépareront ou resteront ensemble au moment de la gamétogenèse, sous des influences que nous ignorons et qu'il serait vain de chercher à deviner. Constatons simplement le fait de la possibilité d'une association durable.

Je remarque, au surplus, que cette association durable de deux substances — ou groupe de substances — ne donne pas forcément naissance à un organisme d'aspect intermédiaire. L'activité des deux substances, en fonction du complexe, n'est pas nécessairement équivalente, elle peut être plus considérable pour l'une que pour l'autre, et cette différence se traduira par l'aspect extérieur qui se rapprochera plus ou moins de celui de l'un des parents de race pure, si bien qu'entre les deux extrêmes se placent toutes les transitions. Rien n'empêche, par conséquent, que l'activité ne soit pratiquement nulle pour l'une des substances. En ce cas, si à la première génération l'une

des formes parentes domine l'autre, la dominance persiste dans les générations suivantes, et la ségrégation n'a pas plus lieu que lorsque les deux substances sont, toutes deux, pratiquement actives à des degrés divers.

4. Les corrélations

A cette question des intermédiaires stables pourrait se rattacher celle de la « dominance transitoire », signalée par A. GIARD et dont il a été question dans la première partie. Pareil phénomène met en évidence les changements que subit l'organisme au cours de son développement. L'activité des substances constitutives se modifie d'une manière plus ou moins accusée, l'activité des unes diminue et celle des autres augmente. Le phénomène est extrêmement complexe ; il dépasse le stade de la fécondation et de l'interaction des gamètes, se prolonge pendant toute l'ontogenèse et nous entraîne dans des considérations d'un ordre différent.

D'autres faits, du reste, nous y entraînent également. Les généticiens constatent que tous les « caractères » extérieurs ne sont pas complètement indépendants les uns des autres. Deux ou plus de deux d'entre eux semblent liés, de telle sorte que l'un apparaît presque toujours accompagné par les autres ou que, inversement, certains d'entre eux ne coexistent pour ainsi dire jamais sur le même individu.

Pour rendre compte de ces faits, BATESON et PUNNETT ont imaginé la « Reduplication » des parties, ou admis qu'un même « facteur » détermine plusieurs caractères. Quant à MORGAN, il a mis en avant le soi-disant enchaînement des facteurs sur les chromosomes ; dans cette hypothèse, tous les facteurs disposés sur les segments « échangés » au moment du *crossing over* passeraient nécessairement ensemble dans le même gamète. Cette manière de voir tombe avec la théorie même dont nous avons constaté la faiblesse. Le point de vue de BATESON et PUNNETT paraît moins inacceptable. Rien n'empêche de supposer que plusieurs substances plastiques soient maintenues groupées dans une partie quelconque du gamète par une attraction directe ou indirecte. Mais cette hypothèse impliquerait que certaines substances exercent une influence sur d'autres ou

que toutes subissent une influence commune qui les relie entre elles ; cela fait une hypothèse de plus et qui finalement, dépasse, dans une large mesure, les données de l'expérience. Or, comme nous ne savons rien, à cet égard, des substances plastiques, mieux vaut éviter toute hypothèse aussi dénuée de fondement.

L'hypothèse, d'ailleurs, est fort inutile, car nous pouvons rendre compte des faits en nous appuyant simplement sur des données positives. Les corrélations que ces groupements de « caractères » impliquent se produisent, en effet, d'une autre manière.

Il faut d'abord s'habituer à l'idée que toutes les parties de l'organisme ne sont pas individuellement représentées dans l'œuf. Les substances plastiques ne sont pas des substances d'organes ni les déterminants directs des organes, elles sont les éléments d'un complexe qui exercent leur influence sur tout le complexe et en fonction de ce complexé même. Leur interaction ne cesse de se produire à aucun moment, et il faut la considérer non seulement dans l'œuf, avant toute segmentation, mais encore dans le cours entier de l'évolution individuelle. Durant ce laps de temps, bien des changements se produisent, bien des caractères apparaissent qui ne sont pas l'effet direct et exclusif d'une substance plastique déterminée, préexistant depuis le début, mais le contre-coup indirect d'une série de transformations qui s'enchaînent.

Les néo-mendéliens croient, ou laissent croire, que toutes les parties de l'organisme sont séparément représentées dans l'œuf, et que chacune pourrait, à la rigueur, se développer isolément, alors même que les autres disparaîtraient. Mais ils ne disent pas comment ces parties qui, suivant eux, seraient disposées dans l'œuf d'une façon quelconque, se déplacent lentement au cours de la segmentation et finissent par occuper, toujours et très exactement, la place qui leur convient. Ne serait-ce point d'autres facteurs qui interviennent au moment voulu et déterminent la mise en place des parties les unes par rapport aux autres ? Avec une logique, sans doute fort compromettante pour la doctrine régnante, HAGEDOORN imagine ces facteurs qui, intervenant au cours de l'ontogenèse, dirigeraient les migrations et la mise en place des blastomères.

Il prend « comme exemple le développement d'un œuf d'Our-sin ; on le voit d'abord se partager en deux, puis en quatre, puis en huit cellules, il arrive un moment où, dans cet amas de cellules, une cavité centrale se produit. Pourquoi cette cavité se forme-t-elle ? Il faut admettre que cela ne se produit pas sans cause ; il existe un facteur quelconque qui force les cellules à s'arranger à la surface du petit amas qui constitue la morula ⁽¹⁾ ». Ce facteur intervient au moment voulu, il est spécifique pour une phase considérée. Une série de facteurs entraîneraient ainsi en action au cours du développement, « les nouveaux venus agissant sur ce qui résulte de l'action réciproque des divers autres » ; mais ils demeureraient inactifs, « bien que présents dans le germe », dans le cas où l'organisme n'atteint pas la phase à laquelle ils peuvent agir. Cette manière d'envisager les phénomènes montre dans toute sa vanité la conception des facteurs ; elle n'est autre chose que la personnification des événements, et la mentalité d'où elle dérive ressemble beaucoup à celle d'où dérivent les dieux de l'Olympe.

Mais ce procédé d'« explication » fort simpliste ne donne aucune clarté spéciale sur les événements. Appeler « facteur » un processus ne suffit pas pour analyser ce processus ni le relier tant à ses causes qu'à ses conséquences, pour éclairer l'ontogenèse tout entière et avec elle la série des phénomènes de l'hérédité ou de la variation. Ici, encore, nous devons chercher l'interaction des parties ; dans bien des circonstances, nous la discernons d'une manière assez précise pour nous faire une idée de l'ensemble.

L'ontogenèse nous montre l'interaction des blastomères, et nous la montre avec de nombreux détails. Dès la première segmentation, dès que l'œuf se trouve remplacé par deux éléments distincts, cette interaction commence ; les deux premiers blastomères se repoussent et s'attirent alternativement, puis finalement s'accolent ; des mouvements analogues se reproduisent à chaque nouvelle segmentation. Les généticiens diraient que des « facteurs » déterminent ces attractions et ces répulsions ; nous dirons que ces blastomères nouvellement séparés l'un de l'autre subissent, au moment de leur séparation, des

(1) A. L. HAGEDOORN. Les facteurs génétiques dans le développement des organismes. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XLVI, 1912.

modifications physiques et chimiques assez brusques. Outre que leur tension superficielle passe par différentes valeurs, leurs échanges avec le milieu varient, car ils deviennent, du même coup, milieu l'un par rapport à l'autre. Des courants se produisent dans tous les sens ; les blastomères reçoivent de l'extérieur, rejettent au dehors, et des systèmes d'échanges qui s'établissent ainsi résultent des mouvements dans les directions les plus diverses.

Ces systèmes se modifient sans cesse à mesure que la segmentation progresse, et il s'ensuit des déplacements plus ou moins considérables. Chaque nouveau blastomère entre en interaction avec tous les précédents, comme il entrera en interaction avec tous les suivants et avec tous les autres composants du milieu. De ces interactions incessantes et multiples résultent, pour un blastomère donné, sa constitution, sa forme et sa situation au moment considéré.

A mesure que le nombre des blastomères augmente, les déplacements et les remaniements se poursuivent et s'accroissent. Peu nombreux au début, les blastomères entrent en contact par la plus grande surface possible, puis ils s'écartent légèrement, délimitant entre eux une cavité centrale qui grandit progressivement. Cet écartement n'est qu'une conséquence de toutes les modifications que la segmentation entraîne dans l'interaction des blastomères les uns avec les autres et avec les divers composants du milieu. Les phénomènes, en somme, sont strictement d'ordre physico-chimique, ils se succèdent et s'engendrent d'une manière nécessaire, étant donné un organisme et les conditions dans lesquelles il se développe.

Au point de vue qui nous occupe, nous devons porter notre attention sur le fait de la formation d'une cavité centrale que les blastomères environnent de toutes parts. C'est un milieu interne, n'ayant avec le milieu extérieur que des relations limitées. Une partie des blastomères qui plonge dans cette cavité y rejette forcément les résidus de son activité et y puise des matériaux divers. En conséquence, au bout d'un temps, la composition de ce premier milieu interne diffère d'une manière sensible du milieu externe.

Or, l'organisme se complique progressivement et la complication se traduit par la fragmentation du premier milieu en

une série de milieux secondaires. Chaque milieu nouveau entraîne de nouvelles modifications des échanges avec les cellules qui le délimitent et, par suite, un mode d'activité particulier des différents groupes de cellules. Et il est clair que dans cette fragmentation successive de l'organisme en groupes cellulaires distincts, se trouvant dans des conditions à eux spéciales, la constitution des milieux antécédents influe sur celle des suivants; par suite, les échanges des groupes cellulaires correspondant aux premiers influent sur la constitution et les échanges des groupes cellulaires correspondant aux seconds. En définitive, on peut dire que, par leurs échanges, les éléments cellulaires agissent les uns sur les autres; plus spécialement, on peut avancer que les résidus, les sécrétions de certains d'entre eux déterminent la différenciation et aussi la prolifération de certains autres, étant entendu que tout élément de l'organisme rejette en dehors de lui les produits de son activité, ce que nous nommons « sécrétion ». Ainsi, toutes les parties dérivent les unes des autres par voie physico-chimique, la constitution initiale de l'œuf et ses conditions de développement étant données.

Naturellement, cette production progressive de groupes cellulaires et de milieux est très complexe. C'est une sorte d'évolution divergente à partir d'un point commun, avec des ramifications nombreuses contractant entre elles des relations plus ou moins étroites. Mais en aucune manière, nous ne pouvons pas comprendre l'ontogenèse comme une série de déclenchements successifs se produisant à intervalles déterminés, et tels que chacun d'eux mette au jour des parties vraiment indépendantes des précédentes et des suivantes, comme si l'apparition de l'une provoquait simplement la sortie de la suivante, qui attend, toute prête, sa libération. L'ontogenèse, bien au contraire, est la résultante d'une suite infiniment complexe de corrélations physico-chimiques, telles que la production d'une ébauche influe immédiatement sur la composition de l'organisme entier et détermine la différenciation d'autres ébauches dont la nature est liée, la constitution de l'organisme étant donnée, à l'influence mise en jeu.

L'un des premiers, sinon le premier, j'ai appelé l'atten-

tion sur ces phénomènes de corrélations embryonnaires ⁽¹⁾ et j'en ai cité plusieurs exemples. Parmi les plus nets, se place celui de la rétine et du cristallin des Vertébrés. L'ébauche de la première précède celle du second et, visiblement, en détermine l'apparition. Hans SPEMANN ⁽²⁾ a prétendu que la vésicule rétinienne venait irriter mécaniquement l'ectoderme par frottement direct, processus qui montrerait tout de même l'influence d'une partie différenciée sur la différenciation d'une autre, mais processus néanmoins inexact. J'ai montré, par des faits d'embryologie anormale ⁽³⁾, que le cristallin se développe alors même que la rétine demeure éloignée de l'ectoderme, et qu'il se développe toujours vis-à-vis de la rétine. Si celle-ci est déplacée, par un moyen ou par un autre, le cristallin est également déplacé; quand les deux rétines convergent, les deux cristallins se forment côte à côte; si l'une d'elles demeure petite et perdue dans le tissu mésodermique, un petit cristallin apparaît, à côté du principal. Manifestement, la différenciation cristallinienne dépend de la différenciation rétinienne; celle-ci peut exister seule, mais jamais celle-là. De plus, le cristallin naît en un point quelconque de l'ectoderme céphalique, et les auteurs paraissent d'accord pour admettre que la différenciation cristallinienne n'est pas localisée dans une zone prédéterminée. Enfin, il convient d'ajouter que la différenciation cristallinienne manque parfois, même quand la rétine existe. Cet exemple, fort complet, résume le phénomène des corrélations embryonnaires : différenciation d'une ébauche sous l'influence d'une autre, différenciation unilatérale, mais non nécessaire, aux dépens d'une zone quelconque d'un tissu et non simple déclenchement d'une partie existant en puissance.

J'ai relevé d'autres faits analogues. C'est ainsi que la rétine tient encore sous sa dépendance la différenciation des fossettes olfactives, qui se forment en avant et en dehors d'elles. La distance qui sépare les deux fossettes est toujours proportionnelle à la distance qui sépare les deux rétines. Or, chez les

⁽¹⁾ J'ai donné le premier exposé de cette conception de l'ontogénèse en 1904 : Les corrélations embryonnaires, *Revue des Idées*.

⁽²⁾ HANS SPEMANN. Ueber Correlationen in der Entwicklung des Auges. *Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft*, 1901.

⁽³⁾ Etienne RABAUD. Recherches embryologiques sur les Cyclocéphaliens. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, 1901-1902.

embryons Cyclocéphaliens, cette distance varie d'une façon considérable, de sorte que les fossettes sont ou très éloignées ou très voisines, voire confluentes, lorsque les deux rétines s'unissent en une ébauche double. On voit par là que la même ébauche exerce son influence sur des régions variées de l'organisme. Mais elle n'intervient évidemment pas seule.

Ces deux exemples suffisent pour mettre en parfaite évidence les corrélations embryonnaires et montrer les conséquences qui en découlent. Ils ne sont certainement pas des faits isolés et purement locaux. Toutes les ébauches d'un organisme sont solidaires les unes des autres, directement ou indirectement, chacune en tenant sous sa dépendance une ou plusieurs, dont elle détermine l'apparition au gré de l'ensemble des conditions incidentes.

De quelle nature est cette influence que les ébauches exercent ainsi? Puisqu'elle s'exerce à distance, et parfois en des points fort éloignés de l'ébauche initiale, il ne semble pas douteux qu'il ne s'agisse d'une influence de nature chimique, probablement analogue à celle des diastases. Quelles qu'elles soient, en tout cas, les sécrétions cellulaires se répandent dans le milieu qui les baigne et, de là, passent dans les milieux voisins. Leur action s'exerce ainsi sur des groupes cellulaires plus ou moins proches, placés dans d'autres milieux et subissant, par suite, d'autres actions. En fonction de ces circonstances complexes, la sécrétion considérée détermine, avec une prolifération, une différenciation dans un certain sens. Le phénomène, d'ailleurs, se prolonge au delà de la vie embryonnaire et chez l'adulte même. Ne voyons-nous pas les sécrétions de cellules incluses dans les glandes génitales provoquer l'apparition de caractères permanents ou transitoires, les caractères sexuels secondaires, influencer l'organisme tout entier, si l'on y regarde de près, et le transformer d'une manière appréciable, bien que les changements anatomiques demeurent limités? L'apparition d'une crête dorsale chez le Triton, d'un ergot chez le Coq, les changements de coloration du plumage, l'activité de la glande mammaire et diverses autres manifestations sont incontestablement des faits comparables à la différenciation du cristallin sous l'influence de la rétine, ainsi qu'à toutes les corrélations embryonnaires qui se

produisent bien avant que le système nerveux ou l'appareil vasculaire aient établi les liens anatomiques entre les régions du corps.

Nous comprenons, dès lors, comment sont « enchaînés » divers « caractères » entre lesquels existe une incontestable relation, et qui, très fréquemment, apparaissent ou disparaissent ensemble. Ils ne correspondent nullement à des facteurs pré-existant dans l'œuf liés entre eux par la substance spéciale du noyau et qui détermineraient ces caractères d'une manière véritablement indépendante ; ils correspondent à un enchaînement d'une toute autre nature et qui implique, entre les ébauches, une dépendance de cause à effet, dépendance infiniment complexe, qu'il serait vain de vouloir ramener à de pures dispositions cytologiques préétablies.

Mais nous devons nous pénétrer de cette idée que les corrélations qui s'établissent ainsi dans un organisme dépendent étroitement de la constitution physico-chimique de la substance de l'œuf au moment où la segmentation commence. De cette constitution initiale dérive le mode de segmentation en fonction de conditions diverses, c'est-à-dire le mode de distribution des substances plastiques entre les divers blastomères. Souvent, une simple question de densité déterminera une différenciation mécanique entre les premiers blastomères ; des actions physiques suffiront également pour créer d'autres différences de constitution. Ces différences interviendront parfois d'une façon accusée dans la genèse des diverses ébauches, elles seront l'une des conditions des corrélations embryonnaires.

Quoi qu'il en soit, d'un individu à l'autre de la même espèce, les mêmes processus se répètent dans la suite des générations, tant que les organismes, de constitution très semblable, se développent dans des conditions également semblables. C'est cette similitude, liée à la continuité des substances, que nous examinons précisément ici et que nous appelons hérédité. L'ontogenèse n'est pas, comme on a pu le dire, l'hérédité d'un mouvement, elle est la succession d'une série de processus coordonnés s'effectuant dans des conditions toujours comparables. Or, nous venons de le voir, l'échange de substances plastiques entre deux sarcodes très voisins ne modifie pas sensiblement les propriétés de ce sarcode, elle ne modifie donc pas

sensiblement les conditions de l'ontogenèse ; par suite, l'ensemble des sécrétions diverses demeure comparable à lui-même. Il faudra donc s'attendre à voir se reproduire des processus corrélatifs très analogues, à constater la coexistence fréquente, sinon constante, de certains « caractères ».

Ainsi, les données de l'ontogenèse nous rendent compte, non pas d'une manière simple, mais d'une manière logique, de divers faits héréditaires. Les généticiens oublient trop souvent que l'œuf évolue, et volontiers s'efforcent de trouver dans l'œuf même, avant toute segmentation, le substrat matériel propre à chacune des parties de l'organisme entier. De l'évolution individuelle, ils retiennent surtout les processus de segmentation, grâce auxquels les « facteurs » seraient répartis dans les diverses régions de l'individu ; ils oublient que les blastomères ne gagnent pas leur place en vertu d'un automatisme propre, mais en vertu de leur interaction avec tous les autres et avec les influences extérieures ; ils oublient que l'évolution proprement dite consiste essentiellement dans une complication anatomique progressive qui a pour origine et pour conséquences une complication physiologique de plus en plus grande : cette évolution joue un rôle, et un rôle important, dans les phénomènes héréditaires.

5 Le sexe et l'hérédité

A l'ensemble de ces processus se relie, en une certaine mesure, la question de l'« hérédité du sexe » et celle des « caractères sexuels ». Nous venons de voir, en passant, l'identité fondamentale qui existe entre les processus aboutissant à la production des caractères sexuels secondaires, d'une part, et à la différenciation des diverses ébauches, d'autre part. Mais il s'agit, en outre, de savoir si le sexe, en tant que tel, se comporte, au point de vue héréditaire, comme un simple « caractère », tenant ou non, sous sa dépendance, des caractères subordonnés.

Les néo-mendéliens devaient fatalement chercher à traiter la sexualité comme une particularité autonome et interchangeable,

au même titre que la coloration des téguments ou la forme d'un organe quelconque. Rien n'empêche que le sexe soit « héréditaire » ; mais alors par quel mécanisme l'est-il ? Du point de vue néo-mendélien, en effet, deux difficultés se présentent dès l'abord : tandis que la reproduction sexuée exige le rapprochement et la coopération des deux sexes, le « caractère » mâle et le « caractère » femelle deviendraient antagonistes aussitôt l'œuf fécondé ; de plus, aucun des deux ne domine l'autre et, à chaque génération, les descendants d'un couple sont ou mâles ou femelles.

Les généticiens n'ont pas aperçu la première difficulté. Comme ils multiplient les facteurs sans compter et leur attribuent les propriétés les plus élastiques, l'opposition majeure qui existe entre la fécondation et la détermination du sexe, ne peut en aucune manière les arrêter. Par contre, ils ont porté leur effort sur la seconde difficulté.

En vérité, rien n'est plus facile que d'imaginer un « facteur » pour le sexe mâle et un autre pour le sexe femelle et de décider, en outre, que l'un des deux domine l'autre ; mais il faut aussi expliquer pourquoi les deux sexes apparaissent à chaque génération, pourquoi il n'y a pas uniformité de sexe à la première. Dès 1903, CASTLE imagine pour chaque sexe un facteur dominant **W** avec son allélomorphe **w** et un facteur récessif **M** avec son allélomorphe **m** ; il admet que, grâce à une fertilisation sélective, les facteurs de même nom se repoussent et qu'il ne peut y avoir d'individus homozygotes. Les gamètes **W** et **w** ne pourraient donc se réunir qu'avec les gamètes **M** ou **m** et réciproquement. Dans ces conditions, à chaque génération apparaîtront parties égales de mâles et de femelles ⁽¹⁾.

C'est faire un détour long et compliqué sans apporter le moindre fait nouveau, la moindre idée nouvelle ; rien ne s'oppose à de pareilles hypothèses, grâce auxquelles on « explique » toujours tout, quoique n'expliquant rien. La preuve en est que, par des hypothèses *exactement* contraires, on « explique » aussi bien les mêmes faits. En supposant, avec NOLL, que les deux sexes sont homozygotes, que les ovules possèdent un facteur à tendances femelles de force moyenne et les spermato-

(1) W. E. CASTLE. Contribution from the heredity of sex. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.*, vol. XL, 1903.

zoïdes une tendance mâle de force variable, le facteur mâle est tantôt dominant, tantôt dominé, et l'on rend compte de la production d'individus de sexes différents et en parties égales. En outre, comme le fait remarquer A. BONNET⁽¹⁾, l'hypothèse permet également de comprendre l'influence des actions externes sur la détermination du sexe.

On peut encore supposer, si l'on veut, que l'un des deux sexes est homozygote, tandis que l'autre est hétérozygote. Celui-ci renfermerait alors deux facteurs, l'un de même nom que lui, qui est dominant, l'autre de nom contraire, qui est récessif. C'est l'hypothèse de CORRENS. Les faits cadrent aussi bien avec elle qu'avec les précédentes ; il suffit de considérer comme hétérozygote tantôt un sexe, tantôt l'autre ; parfois, d'ailleurs, le choix reste indécis⁽²⁾.

Le choix reste également indécis, si l'on essaie de le fixer sur l'une quelconque de ces interprétations. Toutes s'adaptent aux faits avec une égale exactitude : cela seul suffit pour les juger. Et d'autant mieux qu'aucune d'elles ne rend compte d'un certain nombre de faits où la sexualité entre directement en jeu. Des animaux à parthénogenèse normale et indéfinie, tels que *Carausius morosus*, donnent naissance à des mâles de très loin en très loin, dans des proportions infimes. Si rares soient-ils, ces mâles ne sont pas une exception négligeable ; leur production répond à un processus déterminé. D'autres organismes à reproduction parthénogénétique, les Cladocères entre autres, produisent, dans certaines conditions, des individus sexués, mâles et femelles, celles-ci n'étant pas identiques aux individus parthénogénétiques. Existerait-il un « facteur » parthénogénétique différant des facteurs sexuels, les dominant tous deux pendant un temps, puis devenant récessif ? Avec un léger effort, nous ne manquerions pas d'établir une formule — ou plusieurs — capable de s'appliquer aux cas les plus variés : toutes les hypothèses sont possibles, puisqu'aucune ne repose sur une base sérieuse et ne peut, en conséquence, être contredite par rien.

Et, dès lors, la théorie factorielle ne se montre-t-elle pas

(1) A. BONNET. *Les problèmes de la détermination du sexe*. Lyon, A. Rey, 1914.

(2) C. CORRENS. Die Bestimmung und Vererbung der Geschlechter nach Versuchen mit höheren Pflanzen. *Arch. f. Rassen und Gess Biol.*, 1907.

tout spécialement inopérante dans cette question de l' « hérédité du sexe » ? Pour trancher le mot, sa puérilité ne prend-elle pas tout son relief ? De tous les « facteurs » celui du sexe est, nettement, le plus invraisemblable. En vain, dans son simplisme étonnant, MORGAN affirme-t-il que la question du sexe se ramène à des phénomènes très simples ; son affirmation ne diminue en rien l'extrême complexité qui se dissimule sous le mot de sexualité. C'est, incontestablement, lorsque l'attention se porte sur les processus d'où dérivent la différenciation sexuelle, et sur le fonctionnement comparé des individus que l'idée d'un tout s'impose avec force à l'esprit. Le sexe, si l'on peut dire, imprègne l'individu. Ce ne sont pas seulement quelques particularités plus ou moins visibles qui distinguent un mâle d'une femelle, c'est l'ensemble des dispositions morphologiques et du fonctionnement. Le métabolisme de l'un diffère sensiblement du métabolisme de l'autre, non pas, comme on l'a trop légèrement avancé, parce que le mâle est catabolique et la femelle anabolique, mais parce que leurs échanges sont nettement distincts à divers points de vue. CL. VANEY et MAIGNON⁽¹⁾ constatent, chez les Vers à soie, que les chenilles mâles âgées renferment quatre fois plus de graisse que les femelles et que cette quantité ne cesse d'augmenter, chez les premières, jusqu'à la veille de l'éclosion, tandis qu'elle continue à diminuer chez les secondes. Celles-ci, par contre, renferment de trois à neuf fois plus de glycogène ; elles le consomment régulièrement jusqu'à l'éclosion, tandis que la consommation ne cesse, chez le mâle, qu'après l'éclosion. G. SMITH⁽²⁾ a également trouvé des différences suivant les sexes chez les Daphnies et les Crabes, touchant la teneur en graisse et en glycogène ; STECHE⁽³⁾ et GEGER⁽⁴⁾ constatent chez diverses chenilles que le sang des femelles renferme une substance voisine de la chlorophylle,

(1) Cl. VANEY et F. MAIGNON. Influence de la sexualité sur la nutrition du *Bombyx mori*. *Rapports du laborat de l'étude de la Soie*, t. XIII, 1906-07.

(2) Geoffrey SMITH. The Life cycle of Cladocera, with remarks on the physiology of growth and reproduction in Crustacea. *Proceedings of the roy. Society*, 1915.

(3) Otto STECHE. Die sekundären Geschlechtscharaktere der Insekten und das Problem der Vererbung des Geschlechts. *Zeitschr. f. indukt. Abstam. und Vererb. ung lehre*, 1912.

(4) Carl GEGER. Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der Insektenhämolymphe und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung. *Zeitsch für Wisoms. Zool.*, 1913.

tandis que celui des mâles renferme seulement de la xanthophylle. SPRECHER⁽¹⁾ de son côté établit que la pression osmotique du Chanvre et de l'Oseille mâles est plus élevée que celle des femelles au moment de la floraison et qu'elle passe par un maximum, chez les femelles, au moment de la maturation des graines. Il ne s'agit point là d'anabolisme s'opposant au catabolisme, mais bien de deux modes distincts de métabolisme anabolique. Que chacun soit la conséquence ou la condition de l'un ou l'autre sexe, peu importe, car, en toute occurrence, il s'agit nécessairement d'une influence générale et non d'action strictement locale.

Du reste, pour quiconque observe une espèce déterminée, tout trahit rapidement le sexe. Chez l'homme, l'habitus général masculin se différencie du féminin d'une manière très précoce, non seulement par quelques particularités isolées, mais par tout un ensemble de formes et de mouvements. Il n'y a pas un organe, il n'y a pas un tissu qui ne soit d'un sexe, tant au point de vue anatomique que physiologique. Assurément, pour une même espèce, la constitution fondamentale est essentiellement la même ; mais il existe entre les deux sexes des différences secondaires appréciables qui portent sur l'ensemble des parties de l'organisme et déterminent presque deux variétés. C'est à la même conclusion que nous a précédemment conduit l'examen des produits génitaux.

Je sais bien que, suivant la conception factorielle, un seul « facteur » peut tenir sous son influence plusieurs « caractères » ; on pourrait donc affirmer que le « facteur sexuel » suffit pour modifier le métabolisme global de l'individu. Mais remplacer un fait par un mot n'aide guère à résoudre une question. Le fait, nous le connaissons ; que représente le mot ? comment se justifie l'invention de ce mot, qu'est ce facteur ? Désigne-t-il une simple différence quantitative ? il existe entre les deux sexes des différences qualitatives que nous avons indiquées. Le facteur désigne-t-il alors une différence qualitative ? il en est aussi de simplement quantitatives ; beaucoup de caractères secondaires, par exemple, existent dans les deux sexes plus ou moins développés.

(¹) SPRECHER. Recherches sur la variabilité des sexes chez *Cannabis sativa* et *Rumex acetosa*. Ann. Sc. nat. Bot., 1913.

Qu'est donc ce facteur ? Certes, un changement quelconque de l'une des substances plastiques qui constituent la substance vivante d'un organisme suffit pour modifier le métabolisme tout entier. On ne peut, néanmoins, établir aucune parité entre le changement qui entraîne une différence de pigmentation de la peau ou des yeux, une différence de la forme d'un organe quelconque et celui qui entraîne une différence sexuelle. D'une part, le changement est infiniment léger, de l'autre il est relativement considérable ; d'une part, la localisation visible est nettement circonscrite ; de l'autre, la localisation existe à peine ; du mâle à la femelle, toutes les parties sans distinction diffèrent dans leur forme ou leur fonctionnement. L'influence de ce facteur unique serait donc d'une nature très spéciale ; ce facteur se distinguerait de tous les autres et le sexe ne serait pas un caractère comparable à tous les autres.

Et telle est bien la conclusion à laquelle nous aboutissons logiquement. Vouloir considérer la sexualité de la même façon que la couleur des poils ou la longueur des ailes, c'est véritablement pousser jusqu'à l'absurde le besoin de généraliser les processus mendéliens. Si les généticiens avaient tenté d'analyser la nature du sexe avant d'inventer un « facteur », ils auraient sûrement reconnu les impossibilités de l'entreprise, car ils se seraient rendu compte que ce qui fait le sexe n'est et ne peut être qu'un complexe inextricable, formant un tout dont les parties semblent indissolublement liées entre elles.

Il aurait fallu pour cela que les généticiens se plaçassent à un point de vue physiologique, au lieu de s'obstiner à vouloir résoudre tous les problèmes biologiques par le moyen boiteux de la morphologie. Suivant toute évidence, la sexualité dérive d'un état indifférent, elle est une dissociation de deux groupes de substances sous l'influence des conditions de milieu. On la voit naître, en quelque sorte, dans les cultures d'Infusoires. Les individus de ces cultures se multiplient indéfiniment par voie asexuée, comme l'ont montré WOODRUFF, BAITSELL et COLLIN ⁽¹⁾ ; ils vont et viennent, se croisent, s'entrecroisent, se heurtent sans jamais éprouver d'attraction les uns pour les autres ; mais il suffit que la culture se modifie pour que, tout aussitôt, des

(1) Etienne RABAUD. Evolution et sexualité. *Scientia*, 1919.

individus s'attirent et se conjuguent. Un « facteur sexuel » vient-il de pénétrer dans ces organismes ? La nature des échanges seule a varié et, avec elle, le métabolisme des Infusoires. Celui-ci ne varie pas de la même façon pour tous les individus, en raison des différences individuelles, dont on retrouverait l'origine en remontant la série des conditions successives dans lesquelles ont vécu tous les ascendants. Il en résulte une différenciation véritable, et telle qu'ils s'attirent deux à deux, puis, définitivement ou non, mélangent leur substance. Les Champignons offrent des phénomènes entièrement comparables ; les Mucorinées, par exemple, acquièrent ou perdent la sexualité, sans que l'on puisse faire intervenir d'autre « facteur » qu'un changement dans les conditions de culture.

Du reste, le fait que la différenciation sexuelle s'établit entre individus proches parents, voire entre éléments anatomiques voisins d'un même individu, montre la pauvreté de la conception du « facteur sexuel », en même temps qu'il éclaire le processus véritable. Chez divers Champignons, la fécondation a lieu entre deux cellules consécutives, appartenant au même thalle et nées l'une de l'autre. Souvent, chez les Levures, comme l'a vu GUILLERMOND ⁽¹⁾, la conjugaison s'effectue entre deux individus sœurs qui viennent à peine de se séparer. Même, chez une Bactérie, un processus de différenciation sexuelle se produit sans qu'il y ait séparation complète de deux individus. Imaginer un « facteur » apparaissant ou disparaissant au gré des circonstances n'est autre chose qu'une conception verbale, étrangère même aux faits morphologiques et à plus forte raison aux faits physiologiques. Ceux-ci montrent une différenciation s'effectuant dans le sein d'un sarcode, et l'on est en droit de penser que cette différenciation se ramène à la séparation de deux groupes de substances, certainement très voisines, possédant des propriétés générales communes, mais aussi des particularités qui les distinguent. Nous ignorons comment s'effectue la séparation et quelle est sa nature. Du point de vue chimique, il est toujours possible d'admettre des différences de l'ordre des isomères, ce qui cadre assez bien, d'une part, avec l'analogie des propriétés générales, et d'autre part avec le fait

(1) AL. GUILLERMOND. Recherches cytologiques sur les Levures et quelques Moisissures à formes levures. *Th. Fac. Sci. Paris*, 1902.

que la différenciation sexuelle apparaît chez les individus issus les uns des autres, après leur séparation et sous l'influence des conditions de culture.

C'est, en tout cas, dans cette voie, qu'il faut rechercher le prétendu « facteur » ; le rôle du milieu ressort avec évidence, du moins quant à l'origine de la différenciation sexuelle, non pas pour créer ou détruire *une* substance qui déterminerait un sexe ou l'autre, mais pour établir deux groupements distincts dans un complexe commun. Chaque groupement correspond à un sexe ; suivant le cas, les deux groupements se disjoignent et constituent chacun un individu distinct, ou coexistent dans des parties différentes d'un même individu pluricellulaire.

Les biologistes actuels attribuent à la chromatine nucléaire un rôle spécial dans la détermination du sexe et désignent même comme spécifique un chromosome en particulier ; la présence ou l'absence de ce chromosome modifierait le métabolisme. La conclusion dépasse sensiblement le fait morphologique, et ce qui précède conduit à une interprétation tout autre. Que le nombre des chromosomes caractérise chaque sexe, on ne peut guère s'en étonner, mais que le sexe dépende de ces chromosomes, on ne saurait l'admettre. Ces chromosomes font partie intégrante du complexe de substances plastiques qui constitue l'individu ; ils ne sont pas de simples fragments autonomes, interchangeables, dont la présence dirige le métabolisme du sarcode, ils sont la traduction morphologique d'une certaine constitution physico-chimique, ils sont la conséquence et non la cause d'un certain métabolisme.

Cela ne veut pas dire qu'ils soient la traduction nécessaire de la différenciation sexuelle sur des individus distincts ; car le dimorphisme des gamètes se produit chez des hermaphrodites normaux. Ainsi, l'*Helix pomatia* produit deux sortes de spermatozoïdes dont l'une renferme un chromosome de moins que l'autre. Les auteurs pensent que l'une des deux sortes dégénère sans prendre jamais part à la fécondation. Pure affirmation.

Et cette affirmation se présente sous une forme singulière, quand elle se manifeste à propos d'organismes qui sont tantôt dioïques et tantôt hermaphrodites. *Rhabdonema nigrovenosum*, par exemple, produit, comme *H. pomatia*, deux sortes de sper-

matozoïdes : les uns possèdent 5 chromosomes et les autres 6 ; tous deux seraient viables et efficaces, quand ils viennent d'un hermaphrodite et fécondent des œufs, d'où naîtront des individus à sexes séparés. Mais les spermatozoïdes à 5 chromosomes dégénéreraient quand ils viennent d'un mâle ; seuls les spermatozoïdes à 6 chromosomes féconderaient les œufs d'où naîtra la génération d'hermaphrodites ⁽¹⁾. De fait, les cellules somatiques de ces derniers auraient 12 chromosomes. Mais on aperçoit aussitôt le cercle vicieux. Si l'hermaphrodite a 12 chromosomes, il a la même constitution chromosomiale que la femelle des générations dioïques ; cette hermaphrodite est donc une femelle. Dès lors, comment concilier cette qualité, qu'il tient de son chromosome, avec le fait qu'il forme à la fois des ovules et des spermatozoïdes ? Si le chromosome sexuel détermine la femelle, il ne détermine pas le mâle et si, en dépit de sa présence, l'individu est à la fois mâle et femelle, c'est que le chromosome sexuel ne détermine pas le sexe. Prétendre que beaucoup d'hermaphrodites sont des femelles hétérozygotes, chez lesquelles le « facteur mâle » est devenu actif, n'est qu'une affirmation, et d'autant plus vaine que la cause qui déterminerait ce changement reste, pour les généticiens, absolument inconnue ⁽²⁾.

Exception ! va-t-on dire. Exception, peut-être, mais qui englobe tous les hermaphrodites. Qu'importe d'ailleurs ; toute exception qui est en irréductible opposition avec la règle prouve l'inexactitude de la règle. T. H. MORGAN ⁽³⁾, pour qui les mots remplacent souvent les idées, croit lever toutes les difficultés en affirmant que l'hermaphrodisme résulte d'une « ségrégation somatique » et que la formation des ovaires et des testicules a lieu « de la même façon que celle de tous les organes du corps ». Dans la mesure où il ne s'agit pas de simples formules verbales, ces assertions impliquent une contradiction majeure. Le chromosome sexuel détermine ou non le sexe. S'il le détermine, l'individu renferme en puissance des ovaires ou des testicules, mais il ne renferme pas l'un et l'autre ; il n'y a pas deux séries d'ébauches sur lesquelles puisse avoir prise la « ségrégation somatique ».

⁽¹⁾ V. p. 165.

⁽²⁾ PLATE. *Op. cit.*, p. 257.

⁽³⁾ T. H. MORGAN. *Heredity and Sex*, 2^e édition. *Columbia university Press*, New-York, 1914, p. 167.

Mais il y a mieux encore. Quel rôle exact joueraient les chromosomes sexuels ? S'il existait toujours entre les deux sexes une différence quantitative de chromatine, on pourrait penser que le métabolisme s'effectue d'une manière ou d'une autre suivant la constitution de l'appareil nucléaire, que le chromosome supplémentaire détermine le sexe femelle et que son absence correspond au sexe mâle. En fait, chez certains organismes femelles, l'appareil nucléaire comprend soit un chromosome de plus que celui du mâle, soit un nombre de chromosomes égal à celui du mâle, mais tous de même volume, tandis que l'un d'eux, chez le mâle, est d'un volume réduit. Seulement cette différence quantitative n'est pas absolument générale ; chez d'autres organismes, les gamètes des deux sexes ont des noyaux morphologiquement équivalents, tel *Nazara hilaris*. Il ne saurait être alors question d'une simple différence quantitative de métabolisme et, pour maintenir à certains chromosomes la valeur de chromosomes sexuels, force nous serait de leur attribuer une valeur qualitative et spécifique. Rien n'empêche de faire cette hypothèse, si ce n'est qu'elle soulève, nous allons le voir, de très grandes difficultés dans l'application.

En définitive, on ne saurait vraiment accorder aux chromosomes « sexuels » l'importance qu'un grand nombre de biologistes leur accorde. Que l'existence de ces chromosomes soit en relation avec la différenciation sexuelle, c'est infiniment probable ; qu'ils fassent partie, comme le pense WILSON, d'une chaîne de facteurs d'où résulte le sexe, c'est encore possible ; mais qu'ils soient le déterminant exclusif, nécessaire et suffisant du sexe, comme l'affirme l'école de MORGAN, c'est ce qu'on ne peut admettre sans pousser jusqu'à l'extrême un simplisme que démentent tous les phénomènes biologiques. Le sexe forme un ensemble parfaitement cohérent, en même temps qu'un ensemble fort complexe. Certes, il y a parfois avantage à représenter cet ensemble par un symbole et à faire jouer des formules ; seulement il faut savoir se garder de transformer les symboles en réalité et de prendre des lettres pour des faits : le chromosome sexuel ne détermine pas le sexe, il traduit une constitution physico-chimique des gamètes ; ici encore on prend un effet pour une cause.

Comment, dès lors, comprendre le cas des « caractères »

VIII. — *Diamètre des ventouses* (exprimé en μ)*Hymenolepis nana*

R. BLANCHARD : 90 à 105.

LEUCKART : 90 à 100.

V. LINSTOW : 100.

STILES : 80 à 150.

RANSOM : 70 à 90 (ne spécifie pas quelle espèce).

Hymenolepis fraterna

DUJARDIN : 80.

V. LINSTOW : 79.

Mes mensurations personnelles donnent :

80 lorsque l'animal est en bonne extension.

76,9 sur un animal plus ou moins rétracté.

84, 10 mensurations des Vers vivants, dans l'eau physiologique.

Il y aurait donc une légère différence en faveur de la *fraterna* ; mais ces chiffres sont le résultat de moyennes et ne sauraient s'appliquer à des cas particuliers, ils sont donc inutilisables pour une diagnose. Il arrive parfois que la ventouse au lieu de présenter un aspect arrondi est un peu ovalaire. On peut alors mesurer les axes de l'ellipse, les additionner et diviser par deux la somme obtenue. Je n'ignore pas que cette façon simpliste de calculer le diamètre d'une circonférence en partant des axes d'une ellipse est fautive au point de vue mathématique. Il faudrait, en outre, pour être rigoureusement exact tenir compte d'une foule d'autres facteurs, ce qui entraînerait à des calculs difficiles et complexes. Notre petite opération donne cependant des résultats suffisamment approximatifs, à condition de ne mesurer que des ovales bien réguliers et pas trop aplatis.

IX. — *Rapport des ventouses au diamètre de la tête**Hymenolepis nana*V. LINSTOW : $1/2, 3$.

Je trouve :

 $1/3, 2$.*Hymenolepis fraterna*V. LINSTOW : $1/4$. $1/3, 7$.

D'après ce que nous savons de la largeur variable de la tête, ces différences s'expliquent aisément. Elles sont d'ailleurs fai-

bles dans mes mensurations faites d'après des échantillons morts en extension.

X. — Testicules

Hymenolepis nana

V. LINSTOW : testicules petits, celui du milieu est à peine aussi gros que le vitellogène.

Hymenolepis fraterna

V. LINSTOW : plus grands que chez *nana* ; celui du milieu un peu plus petit que les deux autres qui occupent presque tout l'espace de l'anneau.

Les testicules, dans les anneaux en bonne extension ont une forme globulaire ; celui du milieu étant parfois de taille un peu inférieure aux deux autres. Typiquement, il y en a deux à droite et un à gauche, l'animal étant en position morphologique ; en fait ils sont souvent réunis à la partie centrale. Leur forme, de globulaire, peut devenir aplatie lorsque le Ver se contracte, et c'est alors qu'ils occupent presque tout l'espace de l'anneau, mais cela n'est aucunement caractéristique de *fraterna*. On peut suivre ces variations sur le vivant, en ajoutant à la préparation de l'acide acétique qui éclaircit les tissus en même temps qu'il provoque des contractions.

La figure 2 de la Pl. II montre les rapports de ces organes. Pour plus de clarté ces dessins ont été légèrement schématisés et l'on a représenté seulement ce qui nous intéresse, c'est-à-dire ce qui se voit communément après une coloration ou masse au carmin, l'utérus n'étant pas encore développé. Il est facile de se rendre compte que les distinctions établies par l'auteur allemand sont fort exagérées.

XI. — Réceptacle séminal

Formé par le renflement du vagin, on le voit s'avancer en examinant des coupes transversales d'anneau, dans les proportions suivantes.

qui paraissent plus particulièrement attachés à un sexe. J'ai spécialement étudié l'un d'eux chez les Souris où des mâles issus d'accouplements *gris* $\times$ *blanc* passent, partiellement, du gris au blanc à partir d'un certain âge. Des faits analogues, et en grand nombre, sont depuis longtemps connus. Il ne s'agit pas, bien entendu, de caractères sexuels secondaires qui, chez les Vertébrés du moins, dépendent de l'action directe de glandes à sécrétion interne, mais bien d'aspects morphologiques indépendants de l'état de maturité génitale. Aucun de ces caractères, à vrai dire, n'est véritablement l'apanage exclusif d'un sexe ; quoique rarement, on les rencontre chez des individus de l'autre sexe. L'un des cas les mieux étudiés, qui nous servira de point de repère, est celui d'*Abraxas grossulariata*. D'une manière générale, les ailes de ce Lépidoptère ont une teinte de fond jaune dans les deux sexes ; toutefois, les ailes de quelques femelles ont une teinte claire et constituent la variété *lacticolor*. Ces femelles à ailes claires donnent des hybrides F_1 des deux sexes et de teinte normale. Accouplés entre eux, ces hybrides donnent des mâles normaux et des femelles par moitié *grossulariata* et *lacticolor*. Mais si l'on accouple un mâle F_1 avec une femelle *lacticolor*, on obtient des *grossulariata* et des *lacticolor* des deux sexes : le « caractère » *lacticolor* est donc passé aux mâles. Ces mâles *lacticolor* donnent, avec des femelles F_1 , des femelles *lacticolor* et des mâles exclusivement *grossulariata*. En conséquence, il existe un croisement bien déterminé par lequel on détermine le passage du caractère d'un sexe à l'autre. Du point de vue « factoriel », DONCASTER interprète le processus de la façon suivante : les femelles seraient hétérozygotes quant au sexe, soit **Wm**, tandis que les mâles seraient homozygotes, soit **mm** ; les femelles contiendraient, en outre, le facteur de coloration type **G** ou claire **l**, les mâles contenant seulement **G** ; **G** domine **l**. Les femelles produiraient donc les gamètes suivants : **WG**, **Wl**, **mG**, **ml** ; mais les combinaisons **WG** et **ml** ne pourraient se produire chez les femelles type, parce que les facteurs **W**. et **l**, **m** et **G** seraient respectivement liés au même chromosome et incapables de se séparer. Au contraire, la combinaison **ml** se produirait chez les femelles *lacticolor*. Quant aux mâles, ils donneraient des spermatozoïdes d'une seule sorte **mG**. Quoi qu'il en soit de cette série d'hypothèses, entièrement imagi-

naires, on obtient les formules suivantes, les spermatozoïdes **mG** d'un mâle normal se trouvant en présence des ovules **Wl** et **ml** d'une femelle *lacticolor* :

$$F_1 \left\{ \begin{array}{l} \mathbf{Wl} \times \mathbf{mG} = \mathbf{WmGl} = \textit{grossulariata} \text{ } \text{♀} \\ \mathbf{ml} \times \mathbf{mG} = \mathbf{mmGl}, = \textit{grossulariata} \text{ } \text{♂} \end{array} \right.$$

Ce dernier mâle produira les spermatozoïdes **ml** et **mG** ; si nous l'accouplons avec une femelle *lacticolor*, qui produit les ovules **Wl** et **ml**, il viendra :

$$\begin{array}{l} \mathbf{Wl} \times \mathbf{ml} = \mathbf{Wmll} = \textit{lacticolor} \text{ } \text{♀} \\ \mathbf{Wl} \times \mathbf{mG} = \mathbf{WmGl} = \textit{grossulariata} \text{ } \text{♀} \\ \mathbf{ml} \times \mathbf{ml} = \mathbf{mml} = \textit{lacticolor} \text{ } \text{♂} \\ \mathbf{ml} \times \mathbf{mG} = \mathbf{mmGl} = \textit{grossulariata} \text{ } \text{♂} \end{array}$$

Si l'on admet que toutes les conventions énumérées correspondent à la réalité, les formules cadrent fort bien avec les résultats. Je n'ose prétendre qu'elles les expliquent. Ce qui est le plus digne d'attention, c'est le fait que le « caractère » envisagé passe d'un sexe à l'autre, à la faveur du croisement d'un hybride F_1 avec un individu normal.

Il semble que ce mode de croisement donne le même résultat en d'autres circonstances. Les *Drosophiles* à yeux blancs de MORGAN en fournissent un autre exemple. Cette couleur des yeux se rencontre quelquefois chez les mâles ; elle est récessive relativement à la couleur rouge, de sorte que, en F_1 , tous les individus ont les yeux rouges. Croisés entre eux, ces F_1 donnent des descendants des deux sexes avec les yeux rouges et des descendants mâles avec les yeux blancs. On n'obtient des femelles avec les yeux blancs qu'en accouplant une femelle F_1 avec un mâle à yeux blancs F_2 .

Dans tous les cas, le « caractère œil blanc » n'appartient pas exclusivement au sexe mâle, pas plus que la teinte claire des ailes n'appartient exclusivement aux femelles ; on ne peut dire qu'ils soient des caractères *limités au sexe* (sex-limited). Mais, s'il faut en croire MORGAN, ce caractère, comme un très grand nombre d'autres, serait *lié au sexe*, c'est-à-dire à un chromosome sexuel (*sex-linked*). Il en donne l'« explication » suivante ⁽¹⁾. La *Drosophile* femelle a deux chromosomes sexuels,

⁽¹⁾ T. H. MORGAN *Heredity and Sex*.

xx , et le mâle n'en a qu'un, x . La coloration blanche de l'œil serait due à une modification subie par ce chromosome du mâle qui deviendrait, en conséquence, x' . Les gamètes de la femelle ont, tous, les chromosomes x ; quant à ceux du mâle les uns ont x' , les autres en sont dépourvus. Si donc nous accouplons une femelle xx avec un mâle $x'o$, nous obtenons des femelles xx' et des mâles xo ; x' étant récessif, tous ces individus ont les yeux rouges. Puis, en accouplant les femelles xx' avec des mâles $x'o$ nous obtenons quatre combinaisons :

xx' femelle à yeux rouges
 xo mâle à yeux rouges
 $x'x'$ femelle à yeux blancs
 $x'o$ mâle à yeux blancs,

ce qui revient à dire que les femelles à yeux blancs renferment le chromosome x' qui appartient aux mâles.

La même hypothèse peut servir pour le cas d'*Abraxas* et fournit les formules qui cadrent avec les résultats aussi bien que les précédentes. La femelle posséderait un chromosome x et un y , le mâle deux chromosomes yy ; la coloration claire d'*A. laticolor* dépendrait d'une variation du chromosome y de la femelle qui deviendrait y' . Les femelles donneraient les gamètes y' et x , le mâle, des gamètes y ; sachant que y domine y' on obtient :

$$F_1 \left\{ \begin{array}{l} xy \text{ femelle grossulariata} \\ yy' \text{ mâle grossulariata} \end{array} \right.$$

Accouplés entre eux, ces individus donneront :

$$F_2 \left\{ \begin{array}{l} xy \text{ femelle grossulariata} \\ yy \text{ mâle grossulariata} \\ xy' \text{ femelle laticolor} \\ yy' \text{ mâle grossulariata} \end{array} \right.$$

et en croisant xy' , femelle *laticolor*, avec un mâle $F_1 yy'$ on a :

xy femelle grossulariata
 yy' mâle grossulariata
 xy' femelle laticolor
 $y'y'$ mâle *laticolor*.

Formules et calculs impressionnent évidemment. Toutefois, avant de s'abandonner à l'illusion d'un mécanisme étonnamment simple, quelques remarques s'imposent. Si, touchant les *Drosophiles*, l'existence d'une paire de chromosomes spéciaux paraît établie, il n'en est pas de même touchant *Abraxas*, chez laquelle DONCASTER ⁽¹⁾ n'a pu la constater. C'est donc une supposition gratuite que de lui attribuer une formule chromosomiale quelconque ; et l'on ne peut, sans cercle vicieux, tirer argument des formules pour affirmer l'existence de chromosomes déterminés. Comment, en outre, fonder un raisonnement solide sur des données imprécises au premier chef ? Faire des chromosomes le substrat exclusif des « caractères » est, nous l'avons vu, une conception très discutable à tous égards ; admettre qu'un chromosome « sexuel » peut passer du mâle à la femelle, ou inversement, est encore plus discutable, puisque, dans l'hypothèse où ces chromosomes ont avec le sexe, une relation de cause à effet, nous n'avons aucun moyen de savoir si leur action est quantitative ou qualitative. Dans le cas où elle serait qualitative, chacun de ces chromosomes correspondrait à un sexe, et s'il portait un caractère défini, celui-ci appartiendrait toujours au même sexe ; il pourrait être *sex-linked*, mais il serait, par là même, *sex-limited*. Dans le cas où cette action serait quantitative et modifierait simplement le métabolisme, le résultat ne serait pas différent. En effet, la présence du chromosome, provoquant le métabolisme du sexe correspondant, l'individu considéré acquerrait aussitôt ce sexe et le caractère resterait, de la même manière, étroitement limité à ce sexe.

Nous nous trouvons ainsi dans une impasse, sans aucun moyen d'en sortir, car, ayant construit des formules d'après des hypothèses tirées de résultats expérimentaux, nous ne pouvons, sans abus, prouver l'exactitude de ces hypothèses par l'exactitude apparente des formules.

Ces hypothèses, au surplus, n'ont aucune précision ; elles négligent des éléments importants des processus qu'elles prétendent expliquer. Partant des mêmes résultats, nous pouvons aussi bien imaginer d'autres hypothèses et appliquer les mêmes

(1) L. DONCASTER. On sex-inheritance in the Moth *Abraxas grossulariata* and its var. *lacticolor*. *Reports to the evol. Committee*, IV, 1908.

symboles avec le même succès. Le cas d'*Abraxas grossulariata* le montre avec la dernière évidence. On le constate également quand on cherche à expliquer par les mêmes procédés l'hérédité gynéphorique qui est, en somme, l'hérédité limitée au sexe mâle. PLATE suppose que l'état anormal, hémophilie, daltonisme ou autre, dépend de deux facteurs **K** ; d'ordinaire la femelle n'en posséderait qu'un, et, comme le facteur femelle masque un facteur **K**, les femelles seraient toujours normales, tandis que le facteur mâle ne masque aucun facteur **K**. Dans ces conditions, les mâles sont fréquemment atteints, tandis que les femelles échappent le plus souvent. Quelques hypothèses supplémentaires complètent l'« explication » et permettent de donner aux formules toute leur exactitude. C'est ainsi qu'à la première génération les mâles issus d'une femelle normale et d'un mâle anormal sont généralement normaux, ce qui ne devrait pas se produire, d'après les formules ; nous avons vu, dans la discussion générale de l'hypothèse des facteurs, qu'il suffit d'imaginer que l'union des spermatozoïdes **mK** et d'ovules **mg** ne donne pas d'embryons vivants.

Au demeurant, ce chassé-croisé de symboles fait oublier la matière vivante. Les considérations sur les chromosomes sexuels, aussi bien que celles sur les « facteurs », laissent dans l'ombre les phénomènes physiologiques ; le fonctionnement de l'organisme n'entre en ligne de compte que d'une manière en quelque sorte accessoire et locale. Sans se préoccuper de savoir quel rôle jouent les chromosomes, les généticiens affirment que, de leur présence, dépend tel ou tel résultat. Réduire le problème à ces données résout assurément bien des difficultés et séduit tous ceux qui, se contentant de peu, s'imaginent que les apparences morphologiques suffisent pour analyser le mécanisme des phénomènes biologiques. Ramenée à cette échelle, la question du sexe et les questions qui s'y rattachent n'offrent évidemment plus aucune difficulté. Faire un schéma, toutefois, ne change rien à la réalité, et la complexité profonde des phénomènes persiste intégralement, d'autant plus obscure, d'autant plus impénétrable que nous essaierons moins de l'éclairer et de la pénétrer. C'est donc, ici encore, le point de vue physiologique qui est l'essentiel. Certes, en ce qui le concerne les

documents directs font presque entièrement défaut, mais ils manquent tout autant, quand on envisage le point de vue morphologique ; ils manquent même davantage, car le peu que nous savons de l'activité fonctionnelle des complexes sarcodiques en général est considérable en regard des données morphologiques qui se réduisent à un fragment de chromatine.

L'étude critique des Souris blanchissantes permet de poser clairement la question. D'après mes observations, ces Souris appartiennent toutes au sexe mâle. Les circonstances ne m'ont pas permis de rechercher, si des croisements appropriés auraient fait passer le processus au sexe femelle ; je n'ai aucun motif d'affirmer ni de nier la possibilité de ce passage et j'admets, très volontiers, qu'il se serait produit ; je ne lui attribue aucune importance véritable. Il importe beaucoup plus, à mes yeux, de constater que le blanchiment des poils commence plusieurs mois après la naissance. Dès l'abord, les individus sont entièrement gris, et rien ne les distingue de ceux qui resteront gris durant toute leur existence. Progressivement les poils de la tête, puis ceux du cou, puis du tronc blanchissent, et toujours chez des individus issus d'un croisement *blanc* $\times$ *gris*. C'est un processus de panachure, distinct assurément, à divers égards, de la panachure commune, mais qui reconnaît néanmoins la même origine. En partant de l'hypothèse factorielle, nous serions entraînés à penser que tout se passe entre le « facteur » de la couleur grise et celui de la coloration blanche, dont nous avons précédemment indiqué la signification d'après les généticiens. Aucun des deux, d'ailleurs, ne paraît spécialement en rapport avec l'un ou l'autre des deux sexes, et les différences constatées entre les diverses panachures doivent être imputées à des raisons toutes différentes. Faudra-t-il donc admettre que l'un ou l'autre des chromosomes accessoires de la Souris a subi une variation telle qu'il influe sur le système de coloration dont il était précédemment indépendant ? Comme nous n'en sommes pas à une hypothèse près, nous pourrions aussi bien faire celle-là.

Mieux vaut, cependant, envisager le fonctionnement des substances plastiques. Nous avons reconnu que leur fonctionnement dépend du complexe dont elles font partie ; et les résul-

tats des fécondations hétérogènes montrent qu'un complexe peut être plus favorable qu'un autre à la persistance ou au fonctionnement de certaines de ces substances. Il existe même, à cet égard, des différences marquées entre les sexes, les fécondations réciproques ne donnant pas le même résultat. Par suite, l'apparition de tel aspect morphologique sera très naturellement fonction d'un complexe, et rien n'autorise à dire que la production d'une variation résulte du changement isolé d'une substance plastique plutôt que d'une modification d'ensemble ; tout nous conduit, au contraire, à admettre cette modification d'ensemble. Si donc les généticiens affirment que le changement de teinte des poils des Souris blanchissantes, la couleur claire des ailes d'*Abraxas laticolor* ou la teinte blanche des yeux de *Drosophiles* résultent d'une modification subie par un chromosome déterminé, nous avons autant et plus de droit d'avancer que ces variations sont la manifestation localisée d'un changement beaucoup plus étendu. Même en admettant que la couleur des poils, des ailes ou des yeux corresponde à une substance plastique, rien ne prouve que ce soit cette substance qui ait varié ; il se peut qu'une variation tout autre, en modifiant l'ensemble du complexe, entraîne cette substance à manifester ses propriétés sous une forme inaccoutumée. Nous sommes, en conséquence, autorisés à penser : 1° que le complexe de l'individu anormal diffère dans son ensemble du complexe de l'individu normal ; 2° que le complexe de l'hybride qui résulte de leur croisement diffère dans son ensemble du complexe des deux parents. Nous n'éprouvons donc aucune difficulté à comprendre qu'en accouplant un hybride F_1 avec une forme parente, nous obtenions un résultat différent de celui que nous obtenons en accouplant entre eux deux hybrides F_1 ; les complexes que nous unissons dans ces deux circonstances ne sont pas exactement comparables et, dès lors, leur interaction doit presque forcément donner des résultats différents. Nous formons deux nouveaux complexes dont les systèmes d'échanges avec l'extérieur ne sont pas identiques. Il ne s'ensuit pas nécessairement des différences morphologiques appréciables ; mais quand ces différences se produisent, cela ne saurait être pour nous une surprise. Dans la mesure où un phénomène biologique peut être prévu, nous pourrions prévoir

celui-là ; et comme il est, pour nous, un fait expérimental, nous nous l'expliquons fort bien, sans d'ailleurs l'expliquer clairement.

Cette manière de présenter les faits pourra paraître dénuée de précision. Elle n'est, cependant, ni plus ni moins imprécise que la manière pratiquée par les généticiens. Seulement ceux-ci font illusion en étalant leurs symboles et leurs formules. Si nous désignons les complexes par une lettre, nous provoquerions exactement la même illusion, nos formules différeraient très peu des autres, nous mettrions, certes, des choses tout à fait différentes derrière les lettres : *mais nous n'en saurions pas davantage* ; les faits restent les mêmes et nous ne les connaissons pas mieux. Néanmoins, tandis que les généticiens, au moyen d'un langage morphologique, localisent un facteur hypothétique dans une substance vivante qu'ils n'ont pas appris à connaître, nous évitons soigneusement les hypothèses non fondées et laissons le champ libre aux investigations de tout ordre. Suivant toute évidence, le métabolisme d'un sexe n'est pas exactement comparable au métabolisme de l'autre sexe de même espèce, et il est très naturel que la morphologie de l'un diffère également de celle de l'autre. Toutefois, rien n'empêche qu'à la faveur de mélanges divers de nouveaux complexes se constituent qui entraînent des modifications dans la morphologie des deux sexes et leur donne un facies commun. De même que les deux sexes d'*Abraxas grossulariata* possèdent une teinte jaune foncée, de même les deux sexes doivent pouvoir posséder une teinte claire, sans qu'il soit nécessaire, pour l'expliquer, d'accumuler hypothèses sur hypothèses, mais en faisant simplement appel aux données les plus élémentaires du fonctionnement des organismes.

La question du sexe, au point de vue héréditaire, ne se présente donc pas d'une façon différente de la question d'hérédité proprement dite. Dans tous les cas, nous devons envisager la continuité d'une constitution — d'un complexe — et la similitude des complexes qui dérivent les uns des autres. Il n'y a pas, à proprement parler, d'« hérédité du sexe ».

CHAPITRE IV

CROISEMENT ET VARIATION.

Par contre, il est un aspect du problème général de l'hérédité qui mérite toute notre attention, c'est celui-là même de la double similitude qui relie les descendants aux ascendants. Cette double similitude se présente de manières diverses. Dans la ségrégation suivant les modes *Pisum* ou *Zea*, à partir de la deuxième génération, les hybrides ressemblent, en effet, à l'un ou l'autre de leurs deux ascendants initiaux, et la façon dont ils leur ressemblent varie suivant les individus. Tout se passe comme si les « caractères » morphologiques formaient une série de combinaisons. La tendance actuelle des généticiens est d'assimiler ces « combinaisons » à autant de variations, à voir en elles les variations dues à la fécondation. L'idée remonte à LINNÉ, pour qui les diverses espèces d'un même genre proviennent toutes, presque exclusivement, par voie de croisement d'une unique espèce initiale. Les généticiens la reprennent aujourd'hui ; assimilant l'hybridation à l'amphimixie, ils admettent, avec WEISMANN, que l'évolution ne reconnaît d'autres processus que l'hybridation. Le nombre infini des formes résulterait donc uniquement des combinaisons diverses d'une quantité considérable de « caractères » ou de « facteurs » appartenant, à l'origine, à un petit nombre d'organismes différents dont la genèse demeure obscure. Assurément, nous l'avons vu, la fécondation détermine des arrangements divers parmi les substances plastiques, et il en résulte des aspects morphologiques assez variés.

On ne saurait, néanmoins, les tenir pour des *variations*. Variation implique changement ; or, comparant l'hybride à ses ascendants, constatons-nous un changement ? Oui, si nous opposons séparément l'hybride à chacun des individus-

souche ; il diffère, en effet, de l'un et de l'autre, parfois même à un degré très accusé, et la dissemblance fait penser à une variation. Pourtant, l'hybride ressemble à la fois à ses deux ascendants, et si nous analysons en détail les traits de similitude morphologique, nous les partageons, si l'on peut dire, en deux séries dont chacun se rapporte à l'un des parents. Désignant les caractères *extérieurs* des ascendants par **ABCDEF**..... et **abcdef**..... nous représenterons le descendant par une formule de ce genre :

$$AbcDEFg$$

ou toute autre analogue, qui renferme deux groupes distincts **ADEF** et **bcg**. La signification véritable de cette formule ressort de ce qui précède ; la similitude morphologique dérive nécessairement de la similitude fondamentale des substances constitutives des ascendants et des descendants. Les complexes des premiers, en s'unissant l'un avec l'autre, donnent un troisième complexe. Physiologiquement comparable à ses composants, ce nouveau complexe possède, par suite, l'ensemble de leurs propriétés, qui se manifestent de manière analogue. Nous pouvons donc, à juste titre, parler de continuité et de similitude : ramenant l'hybride à sa souche nous ne constatons aucun changement appréciable, aucune variation. Quelles que soient le nombre des combinaisons réalisables, nous aboutirons toujours à la même conclusion : la diversité apparente des formes marque l'absence de toute modification essentielle.

Telle est, d'ailleurs, au fond, la pensée même des néomendéliens. Pour eux, le monde organisé n'évolue pas ; les mêmes matériaux repassent indéfiniment dans des combinaisons sans fin qui masquent une véritable fixité. La mutabilité des formes n'existe pas si l'on considère l'ensemble d'un organisme ; d'une génération à l'autre cet ensemble peut évidemment subir des changements ; mais les parties qui constituent cet organisme demeurent essentiellement les mêmes : à la mutabilité de l'ensemble s'oppose l'immutabilité de ses composants. Autonomes, indépendants, interchangeables ces composants se séparent et s'associent de toutes les manières, et la diversité seule de leurs combinaisons donnerait l'illusion du changement.

Ce point de vue ne résiste guère à l'examen. Qu'il ait pu naître, nous le comprendrons aisément, si nous remarquons que le principal souci des généticiens est d'analyser des organismes invariables. Etudiant l'hérédité, ils étudient la permanence des formes, ils n'envisagent et ne conçoivent qu'elle et en arrivent à croire que cette permanence — qu'ils maintiennent en plaçant toujours les organismes dans des conditions générales constantes — est une permanence nécessaire. Pour eux, l'action des influences extérieures se borne à supprimer des facteurs ou à en activer le développement. Les conclusions que les généticiens tirent de leurs recherches sont donc des conclusions *a priori* ; par avance, ils tiennent pour négligeable le rôle des actions physiques et nul d'entre eux n'accomplit le moindre effort pour vérifier l'exactitude de cette opinion, plus ou moins explicitement avouée. MORGAN et ses collaborateurs soulignent spécialement leur méconnaissance de l'influence du milieu. Elevant un nombre considérable de *Drosophiles* et obtenant des résultats fort intéressants à divers titres, ils ignorent de parti-pris les conditions dans lesquelles vivent ou ont vécu leurs élevages. Ils suivent assidument les résultats de leurs croisements, mais leur attention porte uniquement sur les *Drosophiles* et, pour eux, tout se passe comme si rien ne changeait jamais dans la température, l'humidité, la lumière, l'alimentation ; jamais ils n'ont précisé leur milieu, comme le leur ont si justement reproché DELCOURT et GUYÉNOT ⁽¹⁾.

MORGAN, néanmoins, aussi bien que BATESON, admet que des variations peuvent survenir en dehors des questions d'arrangement ou de perte de facteurs. L'école de MORGAN a même décrit, chez la *Drosophile*, une grande quantité de variations, touchant les parties les plus diverses du corps, et qui résulteraient d'une modification d'un facteur. Quelle en est l'origine ? Les auteurs ne cherchent jamais à la connaître ; cette origine leur importe peu. Ils admettent toutefois, l'intervention possible du milieu. Mais ils ne conçoivent aucun lien nécessaire entre une variation constatée et une action donnée. Cette action, quant à sa nature, n'offre, pour eux, aucun intérêt ; elle ne détermine pas une variation, elle déclenche simplement une manière d'être qui

⁽¹⁾ A. DELCOURT et E. GUYÉNOT. Génétique et milieu. *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique*, t. XLV, 1911.

appartenait déjà au « facteur ». La « mutation », défendue par DE VRIES, ne serait pas autre chose que cette extériorisation de facteurs préexistants et partant héréditaires.

Plusieurs données semblent favorables à cette interprétation. Tout d'abord, les variations observées dans des conditions naturelles ou expérimentales, et sous une même influence, ne sont pas toujours comparables entre elles. En second lieu, les individus modifiés sont souvent en nombre peu considérable ; ils semblent n'être que des exceptions se produisant d'une manière sporadique. C'est, du moins, ce que DE VRIES a observé dans son champ d'O $\acute{E}$ nothères. Enfin, à des influences différentes correspondent des variations analogues. Les auteurs font remarquer, en particulier, que le chaud et le froid entraînent des changements comparables sur des organismes de même espèce.

Ces faits sont indéniables ; mais, peut-être, l'interprétation qu'ils ont suggérée ne tient-elle pas compte de toutes les données du problème. L'apparition sporadique de variations constitue un argument très fragile ; il repose surtout sur les observations de DE VRIES, et ces observations, on le sait, pèchent par la base. L'O $\acute{E}$ nothère, au moyen de laquelle le botaniste hollandais a voulu révolutionner la conception du monde vivant, est un matériel déplorable pour de si grands desseins. Ses antécédents sont mal connus ; il semble aujourd'hui démontré qu'elle résulte de croisements, et de croisements tels que l'un des parents domine l'autre d'une manière définitive. Néanmoins, et sans doute sous certaines conditions, des particularités du parent récessif réapparaissent de loin en loin, donnant l'illusion d'une « mutation ». C'est ce phénomène que TOWER a vu se produire au cours de ses expériences relatives à l'influence du milieu sur les croisements de *Leptinotarsa* ⁽¹⁾. S'il a obtenu, sous certaines conditions de milieu, des hybrides complexes et stables dès la première génération, il n'en a pas moins observé, de loin en loin, dans la descendance de ces hybrides, l'apparition de formes rappelant l'une ou l'autre des espèces croisées, suivant un mode et avec une fréquence qui imposent leur assimilation avec les « mutations » d'O $\acute{E}$ nothère.

(1) TOWER. *Op. cit.*

L'origine hybride des *Leptinotarsa* considérées étant un fait expérimental, aucun doute ne saurait ici persister.

L'argument le meilleur serait donc l'indéterminisme apparent des effets produits par les influences extérieures, soit résultats différents pour une même influence, soit résultats analogues pour des influences différentes. Seulement cet argument repose sur une double confusion. D'une part, on oublie que deux organismes, si voisins soient-ils, ne sont pas identiques, si bien que l'influence à laquelle ils sont soumis, portant sur des objets dissemblables, ne produira pas forcément un résultat semblable. Pour s'étonner que, dans ces conditions, la même cause ne produise pas les mêmes effets, il faut méconnaître les principes les plus élémentaires de la méthode expérimentale. D'autre part, on commet un oubli tout aussi grave : l'*agent* mis en œuvre au cours d'une expérience ne doit pas être confondu avec l'*action* qu'il exerce. Les mendéliens, par exemple, opposent le froid et le chaud ; ils triomphent en montrant la similitude des effets produits. Or, l'opposition entre ces deux « agents » n'existe que dans les sensations qu'ils nous procurent ; l'action que chacun d'eux exerce n'est pas nécessairement opposée. Ainsi, l'abaissement ou l'élévation thermiques entraînent tous deux une raréfaction des échanges qui prolonge la vie nymphale des Papillons : le mécanisme de l'« estivation » n'est évidemment pas le même que celui de l'hibernation, peu importe que tous deux aboutissent à des résultats analogues. En analysant ainsi tous les *agents* mis en œuvre dans les expériences biologiques, nous retrouverions fréquemment cette confusion fâcheuse entre l'*agent* et l'*action*, confusion qui dérive d'une appréciation purement anthropomorphique des phénomènes. On pourrait arguer de même, par exemple, du fait que des moyens variés aboutissent à changer le sexe d'un végétal. MOLLIARD met en œuvre l'éclairement, BORDAGE les traumatismes, TOURNOIS la transpiration : qui ne voit que ces moyens divers ont pour résultat de modifier le métabolisme du végétal ? Ils exercent donc une action de même sens.

Tout ce que nous pouvons retirer de la diversité des agents et de la similitude des effets produits, c'est la notion de la complexité du déterminisme des phénomènes biologiques ; mais il faut éviter l'erreur trop répandue qui consiste à conclure de

cette complexité réelle à l'indéterminisme apparent. Si nous tenons compte de tous les éléments qui entrent nécessairement en ligne, nous concluons logiquement à un déterminisme expérimental aussi rigoureux en biologie qu'en tout autre ordre de recherches. S'agirait-il vraiment, d'ailleurs, de « facteurs » déclenchés, que le déterminisme précis s'imposerait comme s'il s'agissait d'une modification issue de l'interaction du complexe organisme $\times$ milieu : si les organismes sont semblables, en effet, le même agent intervenant dans les mêmes conditions déclenchera toujours le même « facteur ». Au surplus, l'influence du milieu sur les croisements fournit, en quelque mesure, la preuve du déterminisme expérimental. TOWER, nous l'avons vu, empêche ou provoque la ségrégation, pour un même couple, en faisant varier les conditions de température et d'humidité.

Il ne s'agit pas là, TOWER le prouve, de variations passagères ; elles se perpétuent dans les générations successives. Dans tous ces cas, l'organisme a subi une évidente modification et une modification déterminée. On ne peut dire que l'influence agissante ait déclenché un « caractère » quelconque, mis en jeu un « facteur » quelconque ; ce qui apparaît chez *Leptinotarsa* ce n'est pas un « caractère » nouveau, différent des « caractères » habituels, c'est une manière d'être qui manifeste un changement de ces « caractères ». *Suivant les conditions*, nous constatons la dominance définitive, la ségrégation ou les formes intermédiaires. Sans doute, l'influence agissante met en jeu les propriétés des sarcodes sur lesquels elle intervient ; sans doute, encore, ces propriétés ne sont pas en nombre illimité : mais nous constatons que les mêmes sarcodes, loin de donner toujours naissance au même « caractère » différant à peine d'un individu à l'autre, manifestent des propriétés distinctes suivant les conditions, et de telle sorte qu'il existe un rapport étroit entre l'influence mise en jeu et l'effet obtenu, un organisme étant donné.

Il s'agit bien, en somme, de variations véritables. Rien ici ne nous autorise à dire que l'organisme renferme une série de formes latentes, prêtes à s'extérioriser à la moindre occasion et d'une façon complètement arbitraire. L'organisme, les substances qui le constituent, possèdent des propriétés d'ordre physico-chimiques, et celles-ci entrent en jeu dans des conditions définies. Mais il ne faut pas perdre de vue que ces conditions

comprennent aussi bien l'organisme que le milieu, chacun intervenant pour une part égale ; l'effet produit résulte d'une interaction et non d'une action unilatérale. Le milieu ne possède pas plus le pouvoir de diriger l'organisme que celui-ci ne possède le pouvoir de se développer ou de se modifier par le simple effort de sa constitution propre.

C'est cette *interaction* qui détermine la *variation* véritable, et qui la détermine seule.

Souvent il semble, cependant, qu'une modification survienne simplement à la suite d'un croisement, et qu'il apparaisse une disposition morphologique ou un fonctionnement nouveaux relativement aux parents et aux résultats habituels des croisements analogues. L'hétérogénéité des fécondations engendre parfois une dissemblance complète entre ascendants et descendants. En effet, dès que les complexes mis en présence diffèrent d'une manière assez accusée, si la pénétration d'un spermatozoïde dans un ovule ne détermine pas une parthénogenèse pure, elle entraîne les substances plastiques à manifester des propriétés qu'elles ne manifestent pas dans les conditions normales. Ces substances subissent donc des modifications qui transforment un complexe entier, quelle qu'en soit, d'ailleurs, la traduction morphologique. Augmentation ou diminution quantitatives, isomérisation, polymérisation, dissociations, combinaisons diverses, les possibilités sont infiniment nombreuses ; mais chacune ne se produit que dans des conditions déterminées.

Ces conditions, à vrai dire, et en dehors d'une intervention expérimentale, se rencontrent rarement. Tant qu'un organisme, en effet, continue de vivre dans un même milieu, tant qu'aucune énergie étrangère n'intervient, il demeure semblable à lui-même, car il ne renferme rien en lui qui provoque un changement « spontané ». Et comme, dans le plus grand nombre des cas, les organismes qui s'accouplent diffèrent relativement peu, l'union de leurs gamètes ne provoque aucune réaction spéciale. Mais tout changement extérieur, fut-il inappréciable à nos sens, suffit pour déterminer un changement dans l'interaction des gamètes. Les expériences de TENNENT touchant les variations de dominance en fonction de l'acidité de l'eau de mer, celles de GODLEWSKI arrêtant la dégénérescence de l'ovule

d'Oursin fécondé par le sperme de Chétopère, celles de Tower sur l'influence de la température et de l'humidité, en sont la preuve irréfutable. Par voie de conséquence, nous sommes contraints d'admettre le même déterminisme pour les changements observés dans la descendance des Souris gris foncé, qui se comporte tantôt suivant le mode *Pisum*, tantôt suivant le mode *Zea* et tantôt suivant le mode en *Série-continue*. Que l'un des deux parents ou les deux parents aient changé, nous ne saurions le mettre sérieusement en doute ; mais qu'ils aient changé *spontanément*, nous ne saurions davantage l'accepter. L'interaction des gamètes modifiée une première fois reprend ensuite son mode habituel, de sorte qu'il s'agit d'une modification passagère : nous devons forcément l'attribuer aux influences extérieures créant une hétérogénéité qui n'existait pas, du moins à ce degré.

Il en est de même pour les Souris « luxées », qui ne peuvent avoir d'autre origine que l'interaction des gamètes. En ce qui concerne ces Souris, le fait de la variation est particulièrement net. L'absence de tibia osseux qui les caractérise ne se retrouve à aucun degré chez aucun ascendant. Par contre, les couples mêmes qui donnent des descendants dépourvus de tibia osseux en donnent aussi de normaux. Ici encore, il faut penser à un changement de l'hétérogénéité des gamètes, changement qui ne provient pas d'une variation spontanée de l'organisme. Et nous devons inévitablement admettre l'action de circonstances environnantes méconnues, assez intense pour accentuer les différences de deux sarçodes et déterminer une variation chimique.

Parfois, évidemment, les individus accouplés sont, dès l'abord, assez dissemblables, pour qu'une telle variation puisse se produire du seul fait de la fécondation. Mais si nous recherchions l'origine de cette dissemblance immédiate, nous retrouverions encore les influences extérieures qui ont entraîné la différenciation des constitutions et des formes. L'amphimixie est bien, comme le pensait WEISMANN, une source de variations ; seulement elle ne l'est pas, comme il l'affirmait, parce qu'elle favorise des associations de « caractères » : de « déterminants », elle l'est grâce à une interaction véritable et en fonction nécessaire et constante du milieu. L'organisme ne possède en propre

aucun « facteur » qui provoque des changements d'une manière automatique et en dehors des contingences.

On peut craindre, cependant, que les généticiens ne conçoivent de tels facteurs et ne leur attribuer quelque réalité. C'est ainsi que MORGAN, à propos de la répartition du pigment dans les poils, écrit : « Wheter this is a *dynamic function* (epigenetic) or can be referred to a system of *factors* in the germ is a difficult problem and for the future to decide » ⁽¹⁾. Les plus récents écrits du même auteur ne montrent pas qu'il ait été conduit à admettre la « *dynamic function* » ; ces écrits même indiquent que, pour lui, l'avenir a résolu la question dans le sens d'un facteur du germe. Il s'ensuivrait alors que les changements observés dans la répartition du pigment des Souris issues de mes couples *gris* $\times$ *noir* dépendent de l'action d'un « facteur » qui, dans un cas, rend le gris tout à fait dominant et dans l'autre le rend incomplètement dominant. La panachure proprement dite s'« explique » de la même manière. Et ce serait aussi sans doute l'influence d'un « facteur du germe » qui détermine, chez les Drosophiles, les si nombreuses mutations que MORGAN a décrites. Cette conception « naïve » et « mystique » simplifie singulièrement les questions les plus complexes ; elle supprime sans discussion le milieu dans lequel vivent les organismes, ne s'inquiétant pas de comprendre le fait nécessaire de l'hétérogénéité des fécondations et l'action des influences extérieures que cette hétérogénéité implique. Or cette action s'exerce d'une double manière : elle provoque une modification quantitative ou qualitative des systèmes d'échange. Dans le premier cas, elle détermine la dominance d'un « caractère » plutôt que d'un autre, dans le second cas, elle détermine une disposition morphologique ou un fonctionnement nouveaux.

La panachure exprime bien ce double phénomène. Elle ne préexiste sous aucune forme et à aucun degré chez les organismes de race pure à coloration uniforme ; elle se produit sous l'influence de divers agents extérieurs, du croisement en particulier, et, quand elle se produit, elle constitue toujours une variation véritable. Une fois qu'elle s'est produite, et d'une manière stable, sa présence ou son absence chez un individu

⁽¹⁾ T.-H. MORGAN. Recent experiments on the inheritance of coat color in Mice. *The American naturalist*, t. XLIII, 1909, p. 598.

quelconque, à la suite d'un accouplement, dépend encore des influences externes agissant sur les individus accouplés ; suivant le cas, la panachure apparaît ou demeure récessive, et son apparition n'est bien alors qu'un simple déclenchement, certaines conditions étant données. Ainsi, en un sens, les généticiens ont raison, quand ils envisagent des « caractères » préexistants, mais en un autre sens ils ont tort, car ils n'envisagent qu'un seul côté du phénomène. Ils prennent l'organisme à un moment donné, avec sa constitution à ce moment ; ils ne se préoccupent que de cette constitution et de la façon dont elle se manifeste morphologiquement ; ils ne se préoccupent nullement des changements que peut subir cette constitution. En somme, ils étudient le polymorphisme ⁽¹⁾ et non les variations, ils limitent *a priori* l'action du milieu sur l'organisme et, fermant les yeux, s'étonnent de ne point voir. Or, cette action est incessante ; l'organisme ne varie que sous son impulsion.

Toutefois, il ne suffit pas d'établir qu'une variation due au croisement dérive de l'interaction du complexe organisme $\times$ milieu, il faut encore rechercher si cette variation se perpétue nécessairement au delà de l'individu qui l'a subie. Les généticiens admettent volontiers que les croisements entraînent des variations stables, en prenant le mot variation dans le sens d'arrangement morphologique qui ne comporte rien de nouveau, nous l'avons vu ; nous ne nous en occuperons pas davantage. L'étude des variations vraies, dues à une modification de la constitution physico-chimique de la substance vivante nous fournit-elle quelques données sur la nature de la modification intervenue ? A vrai dire, elle n'en fournit aucune qui nous permette même la moindre hypothèse solidement fondée. Suivant toute évidence, les réactions qui se produisent diffèrent au gré des cas particuliers et le résultat d'une fécondation hétérogène ressemble, à coup sûr, à celui de tout autre agent externe.

Les faits connus, toutefois, fournissent deux indications.

En premier lieu, les variations provoquées peuvent résulter de réactions limitées, et par conséquent réversibles, retournant, sous certaines conditions, à la constitution initiale, du moins à une constitution analogue. Le fait est net dans le cas des Souris

(¹) Ce terme impliquant une relation étroite entre la forme qui apparaît et la cause qui détermine son apparition, déterminisme au sens vrai du mot.

luxées chez lesquelles, en dépit des processus de dominance ou de récessivité, des individus « récessifs » donnent des individus « dominants ». On pourrait, du reste, adopter une autre interprétation et penser à une transformation partielle — physique ou chimique — de certaines substances plastiques telle que l'influence des unes ou des autres se fait sentir au gré des circonstances; mais la production de dominants par les récessifs a lieu avec trop d'irrégularité pour que cette interprétation soit plausible et, dans la mesure où nous pouvons émettre une opinion sur un processus si complexe, l'hypothèse de réversibilité semble plus près des faits.

La seconde indication a trait à la stabilité des variations obtenues. Sur cette stabilité nous ne pouvons, *a priori*, rien affirmer : c'est une constatation fort importante. En effet, suivant une opinion depuis quelque temps accréditée parmi les biologistes, une variation ne serait stable que si l'influence qui la provoque intervient à une période déterminée de l'évolution des gamètes, la « période sensible ». Il semble bien évident que, soumis à une influence nouvelle, au moment où les échanges sont le plus actifs, les gamètes ou l'œuf se trouvent dans les conditions les meilleures pour éprouver un changement de constitution, quel qu'il soit. L'activité des échanges est surtout marquée durant toute la gamétogenèse, et l'on conçoit fort bien qu'une fois à l'état de repos chimique, où les échanges sont peu intenses, les influences extérieures aient moins d'action. La fécondation entraîne avec elle une autre période d'échanges très intenses, au cours de laquelle les influences externes prennent également une grande importance, et cette période se prolonge très probablement un assez long temps au cours de la segmentation. L'existence de périodes durant lesquelles l'organisme est plus susceptible de varier qu'à d'autres ne paraît donc guère contestable.

Mais il ne s'ensuit pas que les variations provoquées aient nécessairement la même valeur, ni qu'elles correspondent à une transformation durable de l'organisme. La panachure du pelage en est une preuve frappante. Elle apparaît chez divers individus avec le même aspect, la même localisation et au même moment sous forme d'une bande blanche médio-ventrale. Chez tous, pourtant, elle n'est pas également héréditaire. Tandis

qu'elle persiste chez les descendants des uns, elle ne persiste pas chez les descendants des autres. Rien ne permet, néanmoins, de considérer l'une comme une variation germinale et l'autre comme une variation somatique ; toutes deux dérivent vraisemblablement de l'interaction des gamètes au moment de la fécondation, toutes deux doivent être considérées comme germinales. Etablir entre elles une différence en raison de leur durabilité ou de leur existence éphémère serait s'enfermer dans un cercle et décider de leur genèse d'après leur durée, alors que l'on prétend établir leur durée d'après leur genèse. Sans doute, une différence fondamentale sépare une panachure héréditaire d'une panachure simplement individuelle ; mais cette différence ne réside pas forcément dans le moment où la variation se produit. Elle réside bien plutôt dans le changement physique ou chimique, d'où résulte l'une ou l'autre panachure. Sans qu'il y ait entre les deux changements une différence de nature, on se rend fort bien compte que deux modifications de même sens dans la proportion de substances plastiques, par exemple, mais plus ou moins accentuée, se traduisent par un aspect très analogue, bien que l'une soit durable et l'autre passagère. On doit dès lors se garder de croire que tout ce qui se produit au cours d'une « période sensible » est toujours comparable à tous les points de vue, chez tous les organismes. Si donc les fécondations hétérogènes engendrent des variations véritables, celles-ci ne sont pas toujours et forcément héréditaires.

CHAPITRE V

L'HÉRÉDITÉ DES « CARACTÈRES » ACQUIS

La différence essentielle que l'on a voulu établir entre le milieu organisme et le milieu physique résiderait dans ce fait que l'interaction des gamètes produirait des variations héréditaires, tandis que l'interaction organisme $\times$ milieu n'en produirait pas, en dehors d'une influence *directe* du milieu sur les gamètes. Dès lors se pose la question de l'hérédité des « caractères acquis », la valeur de « caractère acquis » étant strictement réservée, suivant WEISMANN, aux modifications produites par les influences extérieures sur une partie quelconque du *soma*, qui les transmettrait aux cellules reproductrices. La discussion est oiseuse, et se perd, généralement, dans une pétition de principes. Lorsqu'une modification de l'organisme reste individuelle, on déclare que l'influence déterminante a simplement modifié le *soma* ; lorsqu'elle est héréditaire, on déclare que l'influence a directement agi sur les gamètes en même temps que sur le *soma*, et qu'il y a « induction parallèle ». Un malentendu initial vicie donc toute étude sur ce point, malentendu qui résulte d'une interprétation littérale et mesquine des principes lamarckiens. Les lamarckiens eux-mêmes se sont laissés entraîner dans une discussion sur une question mal posée. Or, qu'est, dans son essence, le principe lamarckien ? On a voulu y voir, et beaucoup y voient encore, un principe relatif aux phénomènes d'adaptation, l'organisme se pliant à ses conditions d'existence et transmettant à sa descendance les modifications provoquées par ces conditions. Telle est, en effet, l'apparence. Mais allant au fond de la pensée de LAMARCK, on y trouve tout autre chose. L'adaptation, au sens que lui donne LAMARCK, n'est que le développement, non pas accessoire, mais secondaire, de l'idée principale. Celle-ci est l'idée même de l'évolution sous l'in-

fluence des incidences externes qui exercent, à tout instant, leur action sur les organismes ; c'est l'idée d'évolution conçue du point de vue d'un rigoureux déterminisme. Dans le temps où il vivait et avec les connaissances qu'il possédait, LAMARCK manquait de faits pour étayer sa thèse ; il a dû se borner à donner des exemples théoriques propres à mettre en relief ce strict déterminisme. Ces exemples, assurément, nous semblent aujourd'hui puérils ; mais au lieu de discuter à leur sujet, de s'évertuer à prouver que le musicien très exercé ne transmet pas à ses descendants sa dextérité acquise, de revenir sans cesse sur la non-hérédité des mutilations, de toutes les modifications locales intervenues chez des organismes adultes, au lieu de ces joutes sans portée, mieux vaudrait faire la part du temps et dégager, d'une gangue forcément désuète, l'idée centrale du mécanisme de l'évolution, idée d'avant-garde et qui le demeure, en dépit d'un siècle écoulé. C'est en réalité la conception scientifique du monde vivant. L'organisme évolue, il évolue sous l'action des forces environnantes ; il n'est soumis à aucune force suprasensible, il se transforme en fonction d'un milieu avec lequel il est inéluctablement et nécessairement en incessante liaison. La majorité des biologistes actuels ne sont point encore parvenus à cette conception, et ceux-là même qui prétendent aux idées les plus modernes n'hésitent pas à admettre une soi-disant absence de relation entre une variation donnée et l'agent qui la détermine, allant même, nous l'avons vu, jusqu'à assimiler les variations véritables avec l'extériorisation, la dissimulation ou la perte de « caractères préexistants ».

Restons donc dans le domaine scientifique, et constatons que tout changement qui survient dans un organisme résulte nécessairement, cet organisme étant donné, d'une action venue de l'extérieur. Nous venons de voir que ces influences déterminent l'hétérogénéité des gamètes, l'accentuent ou la diminuent, et nous savons que ces changements sont ou ne sont pas héréditaires, sans que nous puissions, pour le moment, préciser les conditions de l'une ou l'autre éventualité. Or, ces mêmes influences intervenant sur un organisme constitué provoquent des résultats analogues à cet égard : ils sont ou ne sont pas héréditaires. De plus, les variations dues à une fécondation hétérogène sont relativement rares ; les variations résultant de

l'influence directe des actions externes, du moins les variations héréditaires, ne sont pas plus fréquentes.

Les auteurs qui examinent cette question de l'hérédité des « caractères acquis » insistent avec complaisance sur les variations individuelles non héréditaires, nées sous l'influence du milieu; mais ils ne s'attardent pas sur les autres, se bornant à les traiter d'exceptions ou de coïncidences. Fort peu d'entre eux, à vrai dire, ont sérieusement tenté des recherches dans ce sens. Mettre sur le compte du milieu tout changement non durable, et déclarer indépendant du milieu — ou simplement déclenché par lui — tout changement durable est un procédé particulièrement commode. Les mendéliens le pratiquent à l'envi; mais ils prouvent, en même temps, que la pratique des croisements et la recherche des « facteurs » n'est qu'une gymnastique spéciale, indépendante de tout esprit critique et de toute méthode scientifique. Les recherches de MORGAN, pleines d'intérêt à certains égards, sont particulièrement significatives sur ce point. J'ai précédemment indiqué qu'il ne se préoccupe jamais des conditions extérieures et se contente d'enregistrer des « mutations », sans se poser la moindre question au sujet de leur origine; il n'attache d'ailleurs qu'une médiocre importance aux agents qui ont pu influencer sur ses lignées et qui pourraient être, au moins en partie, la cause de ces « mutations ». Dans le seul travail où il ait eu en vue l'étude de l'environnement et de son influence sur les organismes, MORGAN montre à quel point il ignore la position même du problème expérimental, et si l'on n'était persuadé de son entière bonne foi, on croirait volontiers à une pure plaisanterie⁽¹⁾. Il ne s'agit, en effet, que d'essais très superficiels, hâtivement conduits, comme si l'auteur désirait conclure rapidement dans un sens déterminé. Constatant un éclaircissement des poils chez certaines Souris élevées en cage, il élimine pour des raisons diverses, mais sans expériences, l'action de la lumière, de la nourriture, de la température, de l'état hygrométrique, et ne fait aucun essai sur la continuité héréditaire. Nier l'influence du milieu devient alors chose facile; discuter sérieusement et examiner avec critique chaque cas en particulier demeure beaucoup plus difficile.

(1) T. H. MORGAN. The influence of heredity and of environment in determining the coat color in Mice. *Op. cit.*

Assurément, il faut le reconnaître, on a souvent beaucoup trop insisté sur des variations individuelles résultant incontestablement de l'action du milieu. S'appuyant sur elles, les lamarckiens ont cru triompher; leurs antagonistes, par contre, ont eu la riposte trop aisée; il leur suffisait de montrer que les variations observées ne se perpétuaient pas dans les lignées, pour leur enlever toute valeur démonstrative. Mais si les weismanniens avaient raison de nier que l'influence du milieu détermine à tout coup des variations durables, comme dans le cas des Branchipes de SCHMANKEWITSCH et les cas analogues, ils dépassaient les données de l'expérience en niant cette influence d'une façon absolue. Peut-être même ne voyaient-ils pas, et continuent-ils à ne pas voir, par où les variations individuelles se relient à la question des variations héréditaires. La relation est cependant étroite et directe. Partant d'une forme donnée et sous l'influence d'une salure croissante, SCHMANKEWITSCH obtient des formes qui se rapprochent d'autres formes préexistantes, mais retournent à la forme initiale, dès que la salure diminue. De même, WITHNEY conduit un Rotifère de la forme de *Brachionus pola* à celle de *Brachionus amphicerus* en élevant des femelles de *Brachionus pola* dans 150 cc. d'un bouillon de Bœuf additionné de 5 gouttes de silicate de soude; les jeunes issus de ces femelles, la plupart d'entre eux tout au moins, portent deux grandes épines latérales, caractéristiques de *Brachionus amphicerus*. Ces individus redonnent des *B. pola*, dès qu'ils sont élevés dans un milieu dépourvu de silicate.

La forme nouvelle ne persiste donc pas; elle n'en résulte pas moins d'un mode de nutrition spécial dû à la présence du silicate, tout comme les Branchipes de SCHMANKEWITSCH résultent d'un mode de nutrition dû à la surcharge en sel. Ne peut-on dès lors penser, avec quelque apparence de raison, que le chlorure de sodium ou le silicate de soude déterminent respectivement, chez les Branchipes et les Rotifères, une action très voisine de celle qui a déterminé une variation durable chez ces animaux ou des animaux voisins? Car enfin, des formes stables très semblables aux formes expérimentales passagères existent aussi bien pour les Branchipes que pour les Rotifères, et cette coïncidence doit être prise en considération.

Toutes choses égales, elle mérite d'être comparée à la coïncidence observée pour la panachure, qui persiste ou ne persiste pas suivant le cas, et qui apparaît néanmoins, dans la même lignée, sous des formes très analogues. Si donc nous ne pouvons pas considérer ces expériences de SCHMANKEWITSCH ou de WITHNEY comme une preuve décisive du rôle des influences externes dans les transformations durables des organismes, nous sommes en droit de les tenir comme donnant une très forte présomption. Gardons-nous, toutefois, de généraliser et d'accorder la même valeur à toutes les variations individuelles. Un très grand nombre d'entre elles sont, manifestement, très superficielles, n'affectant que les dimensions des parties.

Une telle généralisation, du reste, n'aurait pour nous aucun intérêt. Bien d'autres expériences, dont on cherche en vain à réduire la portée, mettent en évidence l'action modificatrice du milieu. Les recherches de PICTET montrent de la manière la plus nette que le changement de nourriture des chenilles détermine des variations durables chez les Papillons qui en proviennent ; la simple substitution d'une plante à une autre se traduit par une variation du système de coloration des ailes. Les weismanniens ne manquent pas de dire que ces expériences ne prouvent rien ; ils prétendent que le changement de régime déclenche un caractère préexistant, et que seules ont survécu les chenilles chez lesquelles ce « caractère » a pu être déclenché. Incontestablement, les élevages de PICTET ne vont pas sans un certain déchet ; pareil déchet existe dans tout élevage en captivité, mais il est, à coup sûr, plus considérable, si à la captivité, s'ajoute un changement de régime. S'ensuit-il que les chenilles mortes étaient précisément celles qui ne renfermaient pas le « caractère » permettant de résister au nouveau régime ? Raisonner au moyen des morts est un argument trop facile. Sans aucun doute, tous les individus ne supportent pas de la même manière une alimentation inaccoutumée ; les uns résistent bien, les autres moins bien, d'autres ne résistent pas du tout ; mais cela tient à leur état général, qui est lui-même la résultante d'événements complexes, bien plutôt que d'un « facteur » dont nous ignorons tout, jusqu'à l'existence même. Du reste, la querelle se réduit, en la circonstance, à une lamentable querelle de mots, car il n'est pas niable que le changement obtenu

est corrélatif du changement de régime ; l'action du milieu ne fait ici aucun doute.

Elle n'est pas douteuse non plus dans les expériences bien connues de STANDFUSS et de FISCHER sur les chrysalides de divers Papillons. Soumises à l'influence de températures basses ou élevées, ces chrysalides donnent des Papillons modifiés dont la modification persiste, dans certains cas, chez les descendants. Certes, toutes les chenilles utilisées ne donnent pas des imagos modifiés ; mais ce fait, nous venons de le voir, n'a en soi aucune signification, relativement au mode d'action du milieu ; il ne prouve pas que l'agent mis en œuvre déclenche simplement un facteur préexistant ; il montre que les chrysalides ont entre elles des différences constitutionnelles, parfois assez accusées.

Il est beaucoup plus important de noter que ces transformations, accomplies sous l'influence des agents thermiques, ne persistent pas indéfiniment dans les lignées. Tout comme les descendants des Papillons modifiés par l'alimentation, les descendants de chrysalides soumises à des températures basses ou élevées perdent, d'une génération à l'autre, les apparences nouvelles et tendent à reprendre la forme de l'espèce dont ils dérivent. Cette courte durabilité permettrait-elle de dire que la transformation obtenue n'est pas héréditaire ? Evidemment non. A coup sûr, la variation dépasse l'individu, et n'irait-elle qu'au descendant immédiat qu'elle serait incontestablement héréditaire ; la question du mécanisme de sa transmission se poserait aussi bien pour elle que pour celles qui se perpétuent pendant un très grand nombre de générations. Bien mieux, l'action des agents porte certainement ici sur les gamètes de la chrysalide, de sorte que les conditions les meilleures semblent réalisées pour qu'il y ait pérennité. Les variations obtenues par TOWER sur *Leptinotarsa* sont exactement de même ordre, sauf que l'agent mis en jeu n'est pas le même ; mais l'influence du milieu ne saurait être niée ; le résultat paraît plus longuement durable.

Ce résultat n'est pas forcément toujours d'ordre morphologique. En bien des circonstances l'organisme soumis à des conditions nouvelles subit une modification d'ordre fonction-

nel, ce terme étant pris dans son sens le plus large. Ces variations sont, du reste, exactement superposables aux premières ; certaines d'entre elles ne sont pas héréditaires, d'autres le sont. Mais ici, il est facile de voir que bien des conditions nouvelles n'entraînent pas, pour l'organisme, une modification véritablement importante. L'animal dont les muscles s'hypertrophient par l'exercice, ou qui perd une partie quelconque d'un organe par l'effet d'un traumatisme, ne subit pas, en réalité, un très grand changement dans les échanges qu'il effectue avec le milieu. Les systèmes d'échanges qui se succèdent demeurent qualitativement de même nature, ils augmentent simplement, ou diminuent. Et même encore cette variation est-elle souvent trop faible pour affecter d'une manière appréciable la nutrition générale.

Dans bien d'autres circonstances, les variations des systèmes d'échanges sont suffisantes et entraînent, au contraire, des transformations durables. L'expérience de Paul BERT en fournit le plus ancien exemple connu : des Daphnies élevées dans l'eau salée supportent une salure de plus en plus forte à mesure que les générations se succèdent. Il est bien évident que les œufs pondus par les Daphnies vivant déjà dans l'eau salée ne sont plus des œufs de Daphnies d'eau douce : ceux-ci n'auraient pas supporté la salure que supportent ceux-là. La modification de l'organisme s'est produite progressivement ; mais, à chaque génération, le système d'échanges a subi, sous l'influence de l'augmentation de salure, une modification telle que les Daphnies pouvaient supporter une augmentation nouvelle.

De même, PICTET⁽¹⁾ a élevé avec des aiguilles de Sapin des chenilles d'*Ocneria dispar* qui, d'ordinaire, ont un autre régime. Au début le déchet fut considérable ; les mandibules des chenilles glissaient sur les tissus durs du végétal et seuls survécurent les individus qui entamèrent les aiguilles par le sommet. A la seconde génération le déchet fut presque nul. — Les chenilles de *Lasiocampa quercus* se comportent de la même manière ; leurs descendants, mis en présence de feuilles plates, les attaquent par le sommet, comme leurs parents attaquaient les feuilles de Sapin. L'acquisition d'une habitude nouvelle ne

(1) A. PICTET. Un nouvel exemple de l'hérédité des caractères acquis. *Arch. des Sc. phys. et nat.*, 1911.

semble pas faire doute. A cette interprétation, les mendéliens opposent toujours celle d'une simple sélection : parmi les chenilles mises en expérience, quelques-unes auraient possédé un « facteur » correspondant au fait de manger par le sommet ; toutes celles qui ne possédaient pas ce facteur ont disparu. Il ne se produirait donc rien de nouveau, l'influence des conditions extérieures se réduirait à opérer un tri de « facteurs » préexistants. A cette interprétation il est trop facile de répondre. Outre les objections de principe relatives aux facteurs, il suffit de remarquer que l'hypothèse factorielle est ici particulièrement invraisemblable. Elle implique, en effet, une coïncidence singulière entre la constitution des chenilles et les conditions dans lesquelles l'expérimentateur les a placées ; elle implique, en outre, que le mode de vie imposé aux chenilles a précisément déclenché ce facteur spécial chez toutes celles que le hasard a conduites vers le sommet des feuilles. Et d'ailleurs, cela serait-il vrai, qu'il s'agirait encore d'un « caractère acquis » au sens le plus strict du mot. Le déclenchement, en effet, ne peut avoir lieu par action directe sur les gamètes, car le rapport qui s'établit entre le comportement de la chenille et la forme des feuilles intéresse tout d'abord le soma et secondairement les gamètes qui se développent. Par suite, l'hypothèse de « facteur » n'exclut pas l'idée de « caractère acquis » et se confond ici avec l'interprétation rationnelle, qui est lamarckienne.

Au surplus, le processus est complexe. Toutes les chenilles ne se comportent pas de façon comparable dans des conditions qui paraissent identiques. Mais l'identité des conditions est plus apparente que réelle. Outre que chaque individu diffère du voisin, au changement de régime accompagné d'un changement de forme des feuilles, il faut ajouter les influences nombreuses qui dirigent les chenilles et les amènent dans une position favorable pour mordre les aiguilles de Sapin par la pointe. Ces variables, souvent imperceptibles pour nous, jouent dans le phénomène un rôle important. Il faut en tenir compte, avant d'invoquer des « facteurs » inopérants ou de se retrancher derrière la difficulté de comprendre le mécanisme de l'acquisition. Celle-ci, nous la constatons. Porté-t-elle sur le fait de manger les feuilles par la pointe ? Ce n'est pas impossible ; mais la contre-

épreuve, consistant à donner des feuilles de Fusain aux descendants des chenilles élevées avec le Sapin, n'est pas décisive ; la manière d'aborder la feuille pourrait bien n'être qu'un effet secondaire chez des animaux que le besoin physiologique de manger entraîne vers une substance inaccoutumée ; les conditions nouvelles auraient alors créé une affinité pour un régime inaccoutumé chez des individus que l'ensemble des circonstances amènent vers l'extrémité des aiguilles. L'affinité une fois créée et devenant héréditaire, on s'explique que les chenilles de la deuxième génération adoptent sans difficulté le régime nouveau.

Il ne faut d'ailleurs point exclure la possibilité de l'acquisition d'une habitude héréditaire. Au cours de mes élevages de Souris, j'ai constaté l'établissement graduel de la domestication, qui implique une continuité héréditaire et l'addition de variations de même sens. Les Souris capturées en liberté ne peuvent être manipulées qu'avec précaution, si l'on veut éviter les évasions. Les Souris de la première génération née en cage exigent les mêmes précautions. Peu à peu, les manipulations deviennent beaucoup plus aisées ; à l'ouverture de la cage, les animaux ne sautent plus au dehors, ils se pressent vers l'orifice qui fait communiquer les deux compartiments et passent du côté de la mangeoire. Certes, tous les individus ne se modifient pas au même degré et dans le même temps ; on en trouve qui restent plus ou moins « sauvages » ; n'empêche que, dans l'ensemble, les lignées subissent une indéniable acclimatation, qui est acquise vers la sixième ou la septième génération.

Habitude individuelle, va-t-on dire ? et l'objection n'a pas manqué de m'être faite par un généticien chez lequel la conviction mendélienne prenait la forme d'une foi solide et peu clairvoyante. A cette objection, je réponds par une simple question : comment expliquer que « l'habitude individuelle » soit plus marquée à la deuxième génération qu'à la première, à la troisième qu'à la seconde et ainsi de suite ? Les Souris sauvages renfermeraient-elles un « facteur de domestication » ? Non, sans doute ; et l'on prétendra plutôt que mes Souris sont des animaux « dégénérés ». Voilà un mot vite écrit. Encore faudrait-il savoir ce qu'il dissimule. Il ne saurait avoir d'autre signification que celui de « maladie » ; or, mes Souris conservent une excellente santé et, en prenant les précautions nécessaires, je les

maintiens en parfait état après de nombreuses générations ; leur fécondité, comme leur fertilité, ne subissent aucune atténuation ; elles sont en tout comparables aux diverses races domestiques, élevées en cage depuis de très longues années. Les influences extérieures ont ici une action déterminante incontestable.

Peut-être s'étonnera-t-on que ces influences provoquent le même résultat sur un grand nombre d'individus. Le fait s'explique très aisément. Les conditions de la vie domestique ne déterminent dans le système d'échanges aucun changement qui mette en péril la vie même des individus ; ils continuent donc de vivre, et l'on peut dire qu'ils s'adaptent à la captivité, dans les conditions de mes élevages. Ils s'adaptent, toutefois, à des degrés différents ; parfois ils ne s'adaptent que d'une manière individuelle, ils ne se reproduisent pas. J'ai eu, et d'autres expérimentateurs aussi, je pense, de nombreuses Souris sauvages qui demeuraient indéfiniment stériles, soit qu'elles ne s'accouplassent pas, soit que la fécondation n'ait pas eu lieu. D'autres s'adaptent mieux et se reproduisent au bout de quelques mois. Sur leurs descendants, l'influence de la captivité ne peut agir que de deux manières, au point de vue de la vie dans la cage : ou bien les Souris restent « sauvages » ou elles deviennent « domestiques » avec tous les intermédiaires possibles. C'est dans ce dernier sens que s'établit la modification de presque tous les individus.

Or, cette modification, qui va croissant d'une génération à l'autre, ne peut s'établir qu'en raison d'une hérédité fonctionnelle accompagnée d'une série de variations qui s'ajoutent.

D'autres faits expérimentaux viennent encore appuyer, et avec force, cette conclusion. Telle est la constatation faite par Edmond BORDAGE ⁽¹⁾ de Pêchers à feuilles subpersistantes aux dépens de Pêchers à feuilles caduques. L'expérience a été faite dans les conditions les meilleures, et de telle sorte que le doute ne soit pas possible. Les Pêchers à feuilles caduques plantés à la Réunion deviennent progressivement des arbres à feuilles subpersistantes, lorsqu'ils vivent dans des régions de l'île non soumises à l'alternance des saisons. D'année en année,

(1) Edmond BORDAGE. A propos de l'hérédité des caractères acquis. *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique*, 44, 1910.

la période durant laquelle les arbres cessent d'être dépourvus de feuilles se raccourcit, et finalement, au bout d'une vingtaine d'années, le nouveau feuillage apparaît avant que l'ancien ne soit tombé. La subpersistance est ainsi acquise. En outre, elle est héréditaire. En effet, semées dans des parties élevées de l'île, où l'alternance des saisons est marquée, les graines issues des Pêchers transformés donnent des arbres à feuilles subpersistantes, alors que les Pêchers directement plantés dans ces régions, dès leur arrivée d'Europe, continuent à perdre régulièrement tout feuillage pendant un certain temps. BORDAGE réalise ainsi le fait faussement attribué aux Cerisiers de l'île de Ceylan et que l'on opposa longtemps à WEISMANN. Celui-ci, tout en mettant en doute l'authenticité du fait, admettait qu'il serait une preuve de l'hérédité des caractères acquis.

Certains, cependant, affectent de ne point voir dans l'expérience de BORDAGE une démonstration irréfutable. La pérennité du feuillage ne proviendrait pas de la continuité entre la souche et la graine, elle serait directement acquise par la graine sous l'influence du climat, au moment où cette graine traverse la « période sensible » ; il s'agirait donc d'une induction parallèle, d'une variation de même sens subie à la fois par le « soma » et le « germen ». En la circonstance, cette objection se heurte à de grandes difficultés : l'arbre souche met plusieurs années à acquérir la pérennité du feuillage ; il faudrait admettre que la graine acquiert la même propriété en quelques jours. Il faudrait donc admettre aussi que l'influence qui s'exerce durant ces quelques jours diffère de celle qui s'exerce durant l'année entière. Autant que nous puissions, en effet, nous rendre compte des phénomènes, la pérennité de l'arbre résulte, avant tout, de la disparition de l'alternance des saisons ; la température, ni l'éclairement, ni l'état hygrométrique, ni rien de ce qui fait le climat n'intervient séparément ; chacun de ces éléments pris à part ne présente aucune particularité qui le distingue et lui donne une influence déterminante ; aucun d'eux par suite ne semble en état de transformer une graine durant les quelques jours pendant lesquels elle traverse la « période sensible ». Les hypothèses s'accumulent ainsi, sans fondement précis, tandis que s'impose le fait d'une correspondance entre la transformation de l'arbre souche et la manière d'être de ses descendants ;

à aucun moment ceux-ci n'ont été véritablement soumis à l'influence qui a modifié la souche, puisque les graines se forment dans un laps de temps relativement court ; il ne saurait donc être question d'induction parallèle, et ce serait faire une supposition gratuite que d'admettre une simple variation convergente.

Ce fait, extrêmement démonstratif, a son correspondant dans la toute récente expérience de TOWER ⁽¹⁾. En élevant dans un climat sec des *Leptinotarsa* adaptées à un climat humide, TOWER obtient des individus qui résistent de mieux en mieux à la perte d'eau. La modification s'accuse progressivement, elle est complète à la 6^e génération. En soumettant à un courant d'air desséché des individus modifiés et des individus non modifiés, TOWER constate que les premiers commencent à perdre de l'eau vers le 7^e jour seulement, tandis que les seconds meurent à partir du 2^e et ont tous disparu le 6^e. La différence est ainsi nettement accusée, et n'a pu s'installer que d'une manière progressive par une série de variations héréditaires ⁽²⁾ et de même sens sous une même influence. Dira-t-on que cette influence porte sur les gamètes à la période sensible ? Les gamètes, en tout cas, n'ont subi l'influence qu'à travers l'organisme qui les renfermait et rien ne prouve que la période sensible coïncidât précisément avec l'époque où la sécheresse se faisait le plus sentir.

Les expériences de SUMNER ⁽³⁾ sur les Souris méritent également une mention. Se plaçant dans des conditions définies, et n'admettant pas *à priori*, contrairement à MORGAN, que les influences extérieures n'ont aucune action sur la descendance des individus transformés, SUMNER obtient des modifications marquées. A basse température (6° en moyenne), il obtient une forte diminution de la longueur de la queue, des pattes postérieures et de l'oreille, accroissement du nombre de poils et du poids total de la robe. Des Souris pleines ainsi transformées ont été placées à la température moyenne de 21° et leurs descendants ont présenté les mêmes particularités. Assurément, il

(1) TOWER. *Biolog. Bull.* 1917.

(2) Qui se comportent comme « dominantes » vis-à-vis de l'état normal.

(3) FRANCIS B. SUMNER : a) Some effects of external conditions upon the white mouse. *Journ. exp. Zool.*, 1909.

b) An experimental study of somatic modification and their reappearance in the offspring. *Arch. f. Entw. mech.*, 1910.

aurait été préférable que les accouplements aient eu lieu dans les conditions normales ; néanmoins il est très vraisemblable, comme le pense SUMNER, que la température et l'humidité extérieure n'ont aucune influence directe appréciable sur les gamètes d'un animal homœotherme ; l'influence directe est d'autant moins probable qu'elle ne peut agir que pendant un temps très court. Toutefois, on ne peut faire fond sur ces expériences qu'en considération des résultats obtenus par les auteurs que nous venons de citer.

Que conclurons-nous alors ? Faut-il que l'action déterminante s'applique directement sur une partie spéciale de l'organisme ? Faut-il que, dans l'organisme d'un Métazoaire ou d'un Métaphyte, elle touche les éléments sexuels sans aucun intermédiaire, ou ceux-ci peuvent-ils être modifiés indirectement après modification préalable du soma ?

De ces questions, en litige depuis des années, je ne vois pas véritablement la portée. Qu'une variation quelconque ne puisse être héréditaire, si elle n'intéresse pas les parties reproductrices, c'est d'une telle évidence qu'on ne saurait hésiter à l'admettre ; mais qu'une variation ne soit « acquise » et ne dépende du milieu, que si elle résulte d'une modification directe, exclusive du germen, sans intermédiaire, c'est ce que d'un autre côté l'on ne saurait admettre. Aucune généralisation ne semble à cet égard possible et nous devons envisager des cas d'espèce.

L'action germinale directe et exclusive se produit dans la fécondation. Toutes les variations résultant de fécondations hétérogènes en sont un exemple frappant. Mais cette action directe n'est plus évidente, lorsque l'influence modificatrice intervient sur un organisme en cours de développement. Les températures basses ou élevées qui modifient les chrysalides agissent-elles indépendamment, d'une part sur le bloc de toutes les cellules du corps, et d'autre part sur l'ensemble des gamètes ? et de telle sorte que les deux groupes cellulaires subissent exactement la même action et varient exactement dans le même sens. C'est l'interprétation weismannienne de l'induction parallèle. Or, il est difficilement soutenable que deux tissus différents réagissent de la même manière aux

mêmes conditions ; cela peut se produire, mais ne peut être qu'une rencontre heureuse, d'une réalisation trop peu fréquente pour que l'on en puisse tirer argument. Les variations de tissus différents ne concordent que si ces tissus forment un ensemble dont les parties interagissent les unes avec les autres et s'influencent corrélativement. Les organismes larvaires, les chrysalides tout spécialement, se trouvent dans les conditions les meilleures pour réaliser cette interaction générale. Tous les tissus sont en voie de multiplication, les gamètes, notamment, prolifèrent activement, les échanges internes sont très intenses, et l'on ne saurait être surpris qu'une influence donnée détermine un changement durable.

Toutes choses égales, les *Leptinotarsa* de TOWER, comme les Pêchers de BORDAGE, correspondent à un phénomène assez analogue. L'hypothèse de l'induction parallèle est, ici, insoutenable, comme nous l'avons vu ; il faut bien, de toute nécessité, puisque la transformation persiste, que cette transformation subie par le « soma » ait passé au « germen ». Quel est le mécanisme de cette transmission ? Il est évidemment fort difficile à comprendre dans l'état actuel de nos connaissances. Mais, ne pas comprendre ou comprendre mal un phénomène, n'autorise pas à nier l'évidence des faits. Peut-être, d'ailleurs, pouvons-nous aboutir à une première approximation. Il faut, au préalable, se demander ce que vaut la distinction imaginée par WEISMANN entre *germen* et *soma*. Si nous acceptons que ce soient deux parties quasiment étrangères l'une à l'autre, la première puisant simplement dans la seconde des matériaux nutritifs, la question des « caractères acquis » se trouve du même coup résolue par la négative et il ne reste plus qu'à supprimer les faits positifs que nous connaissons. Le tout est de savoir si ces prémisses ont la valeur d'un fait. En réalité, le « germen » n'est pas plus séparé de l'ensemble du corps que les diverses parties de celui-ci ne le sont les unes des autres : il ne l'est pas plus, mais il l'est autant. Les processus embryologiques montrent que les divers organes s'isolent les uns des autres d'une façon souvent très précoce, et l'on peut aussi bien, en théorie, considérer à part des « initiales mésodermiques », des « initiales endodermiques » des « initiales ectodermiques » que des « initiales sexuelles ». Toutes ces parties n'en évoluent pas moins de

concert, liées étroitement entre elles et formant un seul organisme ; les cellules sexuelles ne diffèrent des autres à aucun titre, et le fait qu'elles reproduisent ultérieurement un organisme, dans certaines conditions, ne leur est pas spécial. Les phénomènes de régénération, de bourgeonnement en général, sur lesquels je n'insiste pas, prouvent surabondamment qu'une cellule quelconque joue, dans certaines conditions, le rôle de cellule reproductrice. Dira-t-on, comme l'a fait WEISMANN pour esquiver la difficulté, que ces cellules renferment du germen ? Cela revient à exprimer d'une manière détournée que les cellules sexuelles ne diffèrent pas essentiellement des autres cellules de l'organisme considéré, qu'elles en ont la même *constitution* fondamentale : et tel est précisément le point important. Ce qui caractérise un organisme quelconque, c'est précisément sa *constitution* physico-chimique, et la question n'est pas de savoir si un « caractère » nouveau sera ou non transmis d'un tissu à un autre, mais comment cette constitution change d'une façon durable.

Il faut définitivement abandonner l'idée de « caractère », et de modification locale. Toute variation est un processus général, et le « caractère » n'est que la localisation secondaire, sur une partie ou une autre, de ce processus général. Même en admettant qu'une influence extérieure entraîne le changement d'une seule substance plastique, ce changement se répercuterait nécessairement sur l'ensemble, et la variation globale ainsi provoquée se localiserait ensuite quant à sa manifestation morphologique ou fonctionnelle. Le plus souvent, d'ailleurs, l'influence extérieure porte sur l'organisme entier et la localisation résulte de cette action d'ensemble. Nous ne chercherons plus alors à comprendre comment un changement de coloration passe du soma au germen ou de la peau du cou à celle du thorax, la transmission est incompréhensible pour nous, dans tous les cas ; mais nous chercherons à comprendre comment l'organisme a pu subir une modification d'ensemble qui se localise, chez l'adulte, en un point ou un autre.

Or, toute influence extérieure entraîne forcément, et avant tout, une variation du système d'échanges de l'organisme avec son milieu, quels que soient la nature et le point d'application de cette influence. La modification qu'elle entraîne n'a pas de

rapport nécessaire avec son point d'application, mais avec l'action générale qu'elle met en jeu. La preuve la plus nette en est fournie par les mutilations. Elles ne sont point héréditaires en tant que telles ; sauf coïncidence extraordinaire, l'amputation d'une partie quelconque du corps n'entraîne pas l'absence de cette partie chez les descendants, mais elle entraîne immédiatement un changement de la nutrition générale. Le changement est parfois trop insignifiant pour qu'il en résulte rien d'appréciable ; parfois, au contraire, il est important et se traduit, chez le descendant, par une variation visible. Telle est l'histoire des traumatismes utilisés par Edmond BORDAGE sur le Papayer ⁽¹⁾ ; la section opérée n'a rien d'héréditaire, mais la plante en se reconstituant change de sexe. Le procédé mis en œuvre a été utilisé par d'autres expérimentateurs, toujours avec un résultat ; la variation obtenue peut n'être pas toujours la même, mais toujours elle manifeste le changement que la mutilation provoque dans le système d'échanges de la plante avec l'extérieur et, par suite, dans sa constitution physico-chimique.

Lorsque le froid, agissant sur une chrysalide, provoque une variation de la couleur des ailes, les ailes ni les gamètes ne sont évidemment pas touchés exclusivement ; mais le métabolisme général subit une modification qui se traduit, en particulier, par le mode d'excrétion et le dépôt des urates.

Le mécanisme de la « transmission » d'un « caractère » se ramène donc au phénomène autrement large et compréhensif d'un changement durable de la constitution de l'organisme. Celui-ci y participe tout entier, les cellules sexuelles au même titre que les autres. De quelle nature est ce changement ? Il ne convient pas de le rechercher, car tous les cas sont des cas d'espèce et doivent être envisagés en particulier. D'une manière générale, on peut dire que sous l'action des échanges nouveaux imposés par les incidences externes, les produits de sécrétion des cellules se modifient et, par suite, les milieux internes dans lesquels baignent ces cellules se modifient eux aussi. Tous les éléments du corps se trouvent finalement placés dans des conditions nouvelles. A ces modifications d'ensemble, il nous est

(1) Edmond BORDAGE. Variation sexuelle consécutive à une mutilation chez le Papayer commun. *C. R. Soc. Biol.*, 1898.

loisible de donner un nom quelconque ; mais le terme que nous emploierons ne constituera jamais une objection valable contre le fait de la transformation totale et durable éprouvée par l'organisme. C'est ainsi que, pour expliquer la pérennité très vraisemblable de l'épilepsie des Cobayes consécutive à une section des nerfs, obtenue par BROWN-SÉQUARD, L. CUÉNOT se demande s'il ne s'agirait pas d'une toxine déterminée par la lésion du système nerveux ⁽¹⁾. Appelons toxine, diastase, hormozone la variation du métabolisme, cette variation seule nous importe, et loin de mettre obstacle à l'idée de « transmission de caractère acquis », elle est un commencement d'explication du phénomène.

L'objection la plus sérieuse qui ait été opposée à l'idée de cette « transmission » résulte des expériences de CASTLE et PHILLIPS ⁽²⁾ : l'ovaire d'un Cobaye pigmenté transplanté sur un Cobaye albinos continue à donner des produits pigmentés ⁽²⁾. Or, si on analyse en détail les conditions de ces expériences, on constate aisément qu'elles ne répondent nullement à la question que l'expérimentateur désirait résoudre. L'ovaire d'un Mammifère adulte est un tissu terminé au même titre que les autres tissus, et quand on le transporte d'un individu à un autre de même espèce le changement est assez peu important. L'influence que l'ovaire transplanté va subir est une influence de nutrition générale ; l'organe assimile une nourriture peu différente de celle qu'il assimilait auparavant et, avec cette nourriture, il continue à élaborer un sarcode semblable à celui qu'il avait au moment de la transplantation. Le sang ne renferme rien qui puisse inciter les cellules à absorber du pigment ou à ne pas l'absorber ; le sang ne donne ni n'enlève cette propriété aux sarcodes. En somme, la situation de l'ovaire transplanté est exactement celle du végétal greffé sur un autre : le sujet ne transmet nullement ses caractères au greffon, les deux tissus conservent leurs propriétés habituelles ; leur contact est pourtant immédiat, tous deux appartiennent pourtant au « soma ». Il n'en saurait être autrement dans la greffe animale et le fait que le greffon appartient au « germen » n'apporte aucune condition nouvelle ; il prouve simplement que le « germen » ne se comporte pas autrement

⁽¹⁾ L. CUÉNOT. *Genèse des espèces animales*. Paris, Alcan, 1911.

⁽²⁾ W. E. CASTLE and John PHILLIPS. Further experiments on ovarian transplantation in guinea-pig. *Science*, 1913.

que le soma. L'expérience serait plus intéressante, si la transplantation avait lieu chez des organismes embryonnaires, à un moment où les éléments sont en voie de différenciation, où les divers milieux internes se transforment constamment et où, par conséquent, les changements les plus étendus sont possibles. Toute influence générale, en effet, aura d'autant plus de chances de provoquer une localisation durable qu'elle porte sur un organisme jeune ou en voie de rénovation. Les végétaux, à cet égard, se présentent dans des conditions éminemment favorables, puisqu'ils demeurent, peut-on dire, indéfiniment jeunes. Chez eux, pourtant, les parties anciennes, parvenues à la structure adulte, ne subissent aucune modification visible du fait des changements de nutrition ; mais ces parties anciennes donnent constamment naissance à des parties nouvelles et ce sont celles-là qui manifestent la transformation subie par l'ensemble. Lorsqu'un Pêcher acquiert un feuillage subpersistant, cette subpersistance traduit un certain métabolisme qui n'entraîne aucune variation morphologique apparente dans les tissus préexistant à l'influence modificatrice, mais qui détermine un état général nouveau : les éléments sexuels nés de ces tissus subissent une variation corrélative de cet état général. La différence de métabolisme n'est d'ailleurs pas une simple vue de l'esprit ; MICHEL-DURAND ⁽¹⁾ a tout récemment montré que les arbres à feuilles persistantes et les arbres à feuilles caduques ne se comportaient pas de la même manière au point de vue de l'élaboration et de l'utilisation des sucres.

Chez les animaux, le phénomène est exactement comparable ; seulement il intéresse plusieurs individus successifs et dérivant les uns des autres. Mais ces organismes distincts ont entre eux les mêmes rapports qu'ont un tronc d'arbre et les bourgeons qu'il émet. Le changement de métabolisme s'effectue sur l'adulte sans apporter de variation appréciable, il influence néanmoins sur les gamètes. Suivant la nature des conditions nouvelles et suivant l'organisme, la variation qui s'établit se traduit d'une manière ou d'une autre ; elle donne prise à d'au-

⁽¹⁾ Émile MICHEL-DURAND. Variations des substances hydrocarbonées dans les feuilles. *Thèse Fac. Sc. Paris*, 1917.

tres variations de même sens, lorsque les générations successives restent soumises à la même influence.

En tout état de cause, le changement qui survient, on ne saurait trop y insister, est un changement global. Ce n'est pas un « caractère » portant sur une étendue restreinte du corps, ce n'est pas le déclenchement d'un facteur préexistant, ni davantage une modification de ce facteur (ce que les auteurs appellent une *mutation*), *c'est le changement de toute une constitution. Ce que nous recherchons précisément, c'est le mécanisme par lequel une constitution nouvellement acquise devient héréditaire.* Or nous ne parvenons pas à saisir comment la modification d'une partie isolée quelconque se répercuterait dans le germe ; mais nous ne saisissons pas mieux qu'en greffant un lambeau de peau noire sur le bras gauche, la zone correspondante du bras droit devint également noire. Au contraire, nous nous représentons, dans une certaine mesure, qu'une modification du métabolisme intéresse les gamètes au même titre que tous les autres éléments et détermine une variation durable. Nous nous le représenterons d'autant mieux que nous nous efforcerons de comprendre qu'un organisme placé dans des conditions inaccoutumées subit tout entier ces conditions, et que le résultat anatomique ou fonctionnel qui nous frappe, loin de résulter du point d'application *local* de ces conditions, n'est que la localisation apparente d'un état général. Oui, tout est donc modifié forcément dans l'organisme ; les substances plastiques qui le constituent effectuent des échanges nouveaux, manifestent des propriétés nouvelles, et si l'une quelconque de ces substances change plus spécialement, ce changement n'est et ne peut être que la résultante de l'interaction générale.

De toutes manières le germen est modifié par voie indirecte. Et même il semble qu'il existe une différence, suivant que la modification subie provient d'une action indirecte ou au contraire d'une action directe. Dans le premier cas, quand la constitution nouvelle qui s'établit est stable, elle l'est immédiatement, dans le second, la composition de la substance des gamètes ou de l'œuf éprouve parfois une perte d'équilibre telle que

cet équilibre ne se rétablit que lentement, comme si l'action directe s'exerçait avec une force trop grande. Les graines que produit une plante traumatisée se forment sur un organisme dont on a violemment changé le métabolisme ; quand ces graines germent, elles donnent des individus très diversement modifiés, dont la descendance, également modifiée, ne l'est pas toujours de la même manière. Les descendants de Cobayes fortement alcoolisés se comportent, nous l'avons vu ⁽¹⁾, d'une façon analogue ; les gamètes dont ils proviennent ont évolué dans un milieu intérieur saturé de substance toxique réalisant un changement de conditions très considérables et relativement brusque. Si l'on fait intervenir directement sur des graines des actions intenses on aboutit à des résultats très comparables. Ainsi, des graines de Maïs soumises par JUNGELSON ⁽²⁾ à l'action d'un sel de cuivre donnent des plantes anormales par la disposition relative des graines, la forme des épis, la forme des grains, le sexe (épis androgynes). Les graines de ces diverses plantes ne donnent pas des individus normaux, mais non plus des individus comparables aux parents ; elles reproduisent l'une quelconque des anomalies observées. Certains biologistes décorent ce phénomène de l'étiquette « tendance à varier », « période d'affolement » : il faut y voir, en réalité, une perte d'équilibre des substances plastiques sous l'influence d'une action très intense. L'équilibre se rétablit dans un sens ou dans un autre, la perturbation revient pour les uns à l'état normal, pour les autres à une variation stable ; en tout cas, elle montre l'extrême sensibilité des germes et donne indirectement la preuve que toutes les variations durables ne se produisent certainement pas de la même manière.

A cette conception de l'hérédité des « caractères acquis » aboutit fatalement tout biologiste qui envisage le phénomène en tenant constamment compte de l'ensemble des faits, en ne perdant jamais de vue que l'organisme affecte avec le milieu des relations inéluctables et d'une importance fondamentale.

⁽¹⁾ STOCKARD. *Op. cit.*

⁽²⁾ A. JUNGELSON. Sur des épis anormaux de maïs, obtenus à la suite du traitement cuivrique de la semence. *Revue générale de Botanique*, 1917.

CHAPITRE VI

LES CATÉGORIES DE LA VARIATION ET SON MÉCANISME

Ce point de vue, qui est le vrai, nous amène à voir que les causes possibles de variation sont autrement étendues que ne l'admettent un certain nombre de mendéliens actuels. Ce sont de véritables changements de nature physico-chimique dont la substance vivante est le siège, et non point un simple chassé-croisé de parties. Ces changements s'effectuent sous des influences extrêmement diverses, parmi lesquelles la fécondation ne joue pas un rôle plus important qu'un autre. Et même, j'y ai insisté, si les fécondations hétérogènes provoquent des variations, encore faut-il ajouter que l'hétérogénéité provient à son tour d'influences extérieures à l'organisme. Il ne faut donc pas accorder, comme le fait WEISMANN, une importance prépondérante à la sexualité. Les êtres vivants variaient avant qu'elle n'existât, et, lorsqu'elle a fait son apparition, elle l'a fait parfois dans des conditions telles que les fécondations hétérogènes n'étaient guère possibles, puisqu'elle impliquait souvent l'auto-fécondation. En fait, les agents capables d'exercer une action profonde sur l'organisme sont nombreux et variés, tous modifient l'état constitutionnel et entraînent un résultat durable, sans qu'il soit nécessaire que leur influence porte directement sur une partie du corps plutôt que sur une autre.

Tous les résultats, néanmoins, ne sont pas entièrement comparables entre eux. Les uns correspondent à une variation unique provoquée d'emblée, et immédiatement héréditaire ; les autres correspondent à une série de variations s'ajoutant au cours des générations, chacune étant héréditaire et semblant être le point de départ de la suivante, sous l'action de condi-

tions analogues. La durabilité de chacune d'elles n'est pas nécessairement la même et l'on pourrait, sans doute, établir une série de passages entre la variation longuement durable et la fluctuation proprement dite qui reste individuelle. Les unes et les autres ont ce trait commun qu'elles résultent de l'interaction constante de l'organisme et du milieu. Ce qui caractérise la variation héréditaire, c'est de persister en dehors de l'interaction qui l'a fait naître ; mais elle ne persiste pas nécessairement et demeure constamment dominée par les interactions qui se succèdent ; elle est donc, à tout instant, fonction du milieu.

La question se pose de savoir d'où proviennent les différences dans la durabilité ; comment l'interaction de l'organisme et du milieu produit-elle parfois des variations héréditaires et parfois des variations strictement individuelles ? Il semble que le résultat soit très étroitement lié au mode d'action. A cet égard, l'étude des organismes anatomiquement compliqués ne fournit aucune indication ; mais les unicellulaires, et tout spécialement les Bactéries, en fournissent de très précieuses. En raison de leur constitution anatomique, WEISMANN voyait dans une Bactérie un pur gamète sur lequel les influences externes agissent directement. C'est possible, mais qu'elle est l'intérêt de cette assertion ? il suffit de savoir que les phénomènes dont ces organismes sont le siège ne diffèrent par aucun point de ceux dont sont le siège les pluricellulaires. Chez les uns comme chez les autres, certaines variations survivent dans les générations successives en dehors du milieu où elles ont pris naissance, et d'autres ne persistent que dans la mesure où persiste l'influence déterminante. Seulement, tandis que chez les Métazoaires et les Métaphytes nous ne réussissons même pas à ébaucher l'analyse du phénomène, chez les Protozoaires et les Protophytes nous recueillons quelques indications. Sous l'influence du milieu, la forme des Bactéries change ainsi que leur activité fonctionnelle, et les bactériologistes utilisent cette possibilité, surtout en ce qui concerne la virulence. Or, ils ont un terme spécial pour désigner un changement héréditaire ou un changement individuel, ils nomment le premier *atténuation* et le second *affaiblissement* ; bien mieux, ils déterminent à volonté l'un ou l'autre. L'atténuation du choléra

des poules, par exemple, s'obtient par le chauffage au contact de l'air, tandis que l'affaiblissement s'obtient par le chauffage simple. Le mode de reproduction peut être également modifié d'une façon passagère ou durable par des procédés distincts. Ainsi, la Bactéridie charbonneuse cultivée dans un bouillon de veau légèrement alcalin, à la température de 42°5, cesse de donner des spores; mais la variation est liée à ces conditions précisées et disparaît avec elle. Elle devient stable, si l'on ajoute 1/2000^e de bichromate de potasse ou d'acide phénique ⁽¹⁾. Ainsi, qu'il s'agisse de virulence ou de sporulation, deux variations qui nous semblent identiques diffèrent néanmoins au point de vue héréditaire, et la différence dépend des conditions dans lesquelles ont vécu les organismes, elle dépend du système d'échanges établi entre ces organismes et le milieu. Rien ne permet de penser ici à une période sensible s'opposant à une période qui ne le serait pas, car les agents mis en œuvre interviennent sur des colonies microbiennes en voie de multiplication constante, leur action coïncide donc nécessairement avec des états comparables. Il s'agit bien plutôt de modes d'action différents, qui provoquent dans le sarcode des changements analogues, assez voisins pour se traduire d'une manière très semblable, mais non identiques, cependant.

Ces résultats expérimentaux obtenus avec les Bactéries concordent avec mes observations relatives aux Souris sur lesquelles j'insistais précédemment, et nous mènent à la même conclusion : il ne suffit pas qu'une variation résulte de la fécondation et touche directement les gamètes pour qu'elle soit héréditaire; la pérennité des changements de l'organisme résulte non seulement de cet organisme et de l'état dans lequel il se trouve, mais aussi de l'action qu'il subit à ce moment. Le phénomène se présente sous une forme concrète dans le cas des Bactéries, mais il peut et doit être généralisé. Nous sommes de nouveau conduits à remarquer que les modifications obtenues par SCHMANKEWITSCH sur les Branchipes et par WITHNEY sur les Brachiones, quoique non durables, sont très voisines, sinon plus, de formes stables préexistantes. Et dès lors l'idée se précise qu'une variation durable et une variation

(1) ROUX et CHAMBERLAND. *C. R. Acad. Sci.*, 1883.

E. ROUX. Bactéridie charbonneuse asporogène. *Ann. Inst. Pasteur*, 1890.

individuelle ne diffèrent point par la nature du changement effectué, mais par le degré de ce changement.

Parvenir à cette conclusion nous entraîne une fois de plus à relier dans un même ensemble mutations et fluctuations individuelles. Du point de vue physico-chimique, cette assimilation est-elle acceptable ? Les recherches de MAYER et SCHAEFFER ⁽¹⁾ fournissent une réponse affirmative. Ces auteurs nous représentent les substances vivantes comme un complexe formé de substances plastiques dans une proportion définie, chaque complexe étant caractérisé par ses proportions, par son état d'équilibre. Mais ces proportions ne sont pas absolument rigoureuses et l'analyse montre un certain balancement autour d'une moyenne. Ce balancement correspond indubitablement, pour nous aux fluctuations individuelles ; il suffira néanmoins que l'écart à partir de la moyenne atteigne un certain degré, non seulement pour que l'équilibre change, mais change d'une manière définitive : la fluctuation devient alors stable ; c'est, au reste, du point de vue morphologique, ce que prouve l'expérience. Entre les deux modes de variation, la liaison nous paraît ainsi facile à concevoir et la conception repose sur les données les plus précises que nous puissions actuellement posséder.

Une nouvelle question se présente alors : dans quelles limites un organisme varie-t-il ? ou, si l'on veut, quelle part l'organisme prend-il dans son interaction avec les influences externes ? Trop souvent les biologistes n'examinent cette question que d'une manière unilatérale, les uns accordant toute l'importance au milieu, les autres à l'organisme. Entre eux, il importe de tenir la balance égale ; il faut envisager l'interaction, l'influence réciproque des deux parties, en se rendant bien compte que le résultat de cette interaction change à chaque instant, puisque les deux termes du complexe organisme $\times$ milieu changent eux-mêmes à chaque instant.

Viendrait-il alors un moment où l'un des deux termes ne puisse plus subir aucun changement ? COPE ⁽²⁾ a prétendu que les formes les plus spécialisées d'une période géologique seraient

⁽¹⁾ A. MAYER et G. SCHAEFFER. *Op. cit.*

⁽²⁾ COPE. *The primary factors of organic evolution*. Chicago, 1896.

pratiquement invariables, au contraire des formes moins spécialisées. Cette prétendue loi (*The law of the unspecialized*) n'est autre chose qu'une de ces nombreuses formules verbales, séduisantes dans leur simplisme, qui ne supportent pas l'analyse. Tout d'abord, qu'appelle-t-on « forme spécialisée ». Une forme quelconque peut mériter ce qualificatif, tout dépend du point de vue auquel on se place. Nous apprécions les dispositions morphologiques d'une façon tout à fait arbitraire, ne possédant d'ailleurs, pour établir notre jugement, aucun critérium précis. En quoi, par exemple, les Stégocéphales, qui ont disparu, étaient-ils plus spécialisés que les Salamandres, qui persistent encore ; de quel droit affirmerons-nous que les premiers n'ont été l'origine d'aucune autre forme ?

Du point de vue morphologique, auquel se place COPE, le degré de spécialisation est complètement inappréciable. Il l'est moins du point de vue physiologique. Nous pourrions dire d'un organisme qu'il est très spécialisé, s'il est soumis à des conditions de vie très étroites, habitat, climat ou régime, — toutes choses que nous ignorons des fossiles dont parle COPE, — mais nous n'en tirerons aucune conclusion sur sa variabilité. La limitation des possibilités éthologiques ou du régime n'exclut pas, *a priori*, la capacité de varier ; même, on pourrait dire que cette capacité ne diffère en rien de celle que possèdent les organismes doués de possibilités éthologiques ou nutritives plus étendues. Les êtres plus ou moins ubiquistes, en effet, et en raison même de leur ubiquité, supportent des changements importants sans varier, du moins sans varier d'une façon sensible et durable. Les êtres à éthologie et régime limités se comportent d'une façon évidemment contraire et des changements légers, en apparence, leur sont funestes. Mais, pour les uns comme pour les autres, des conditions existent qui, sans entraîner la mort, déterminent des variations du système d'échanges et, par suite, de la constitution physico-chimique. Ces conditions peuvent nous paraître, suivant le cas, peu différentes ou très différentes des conditions habituelles, mais notre appréciation ne tient aucun compte de l'organisme intéressé. Pour un animal sténotherme, un écart de 1 degré est un changement considérable, tandis que le même écart est insignifiant pour un eurytherme. Les différences n'ont qu'une valeur relative ; si nous les ramenons à une

échelle commune, nous serons bien obligés de conclure que la capacité de varier, pour un organisme donné, n'est nullement liée à une possibilité éthologique ou de régime ; la variabilité dépend, non pas de ces possibilités, mais de l'intervention de certaines conditions externes : chaque fois que ces conditions seront remplies, l'organisme pourra varier.

Toutefois, il ne varie pas fatalement, car il faut encore tenir compte de l'état dans lequel il est au moment où l'influence entre en jeu. Un changement de métabolisme ne modifie pas sensiblement un organisme adulte, nous venons de le voir, tandis qu'il modifie un organisme en voie de formation, et d'autant mieux que cet organisme se trouve à une phase plus jeune. Cela ne veut pas dire que cet organisme jeune soit malléable sans restrictions et puisse être modelé de toutes les manières ; la variation est toujours fonction du sarcode. Quelle sera, dès lors, l'étendue du champ des variations possibles, un organisme étant donné ? A cette question, on ne peut répondre *a priori* que d'une manière vague ; un exemple concret est fort difficile à donner, puisque nous ne connaissons généralement pas les propriétés physico-chimiques des organismes dont nous constatons les variations, et que l'étendue du champ des variations dépend rigoureusement de ces propriétés. Néanmoins, l'étude psychologique de l'Homme permet d'apprécier, jusqu'à un certain point, l'étendue de ce champ chez un organisme jeune, presque adulte, si l'on désigne par ce terme l'enfant dont les fonctions intellectuelles commencent à s'éveiller.

L'école sensualiste, avec LOCKE et HELVETIUS, considérait l'enfant comme une cire molle, et les néo-lamarckiens, de leur côté, adoptent volontiers la même opinion pour tous les êtres vivants, qu'il s'agisse de dispositions anatomiques ou de fonctionnements. Bien des gens, à leur suite, ont même fait la part si large aux influences du milieu qu'il devenait réellement créateur. En particulier, les sensualistes attribuent à l'éducation une telle puissance que le caractère individuel devenait son œuvre, à leurs yeux, et « que tout don naturel était confisqué à son profit » ⁽¹⁾. Bien des gens, en effet, qui n'ont pas réfléchi sur les phénomènes héréditaires et qui n'en

(1) TH. RIBOT. *L'hérédité psychologique*, Paris, Alcan, 1887, p. 326.

ont pas mesuré la portée, croient que telle est la vertu propre de l'influence du milieu. Aussi, quelques-uns, constatant que l'éducation ne produit pas toujours les résultats qu'ils en attendaient, arrivent-ils à voir dans l'Hérédité une force d'ordre spécial, ne s'apercevant pas qu'en imaginant un organisme capable de se soustraire à l'influence externe, ils imaginent, du même coup, un organisme se mouvant dans le vide en vertu de son automatisme. Les deux tendances sont également inexactes. L'éducation joue un rôle indéniable et fort important dans la formation de l'esprit ; mais ce rôle est forcément limité par la constitution originelle, les aptitudes naturelles de l'enfant. Une aptitude quelconque peut être développée ; elle peut aussi être atténuée. L'éducation modifie également une aptitude en la dérivant. Mais tout changement de ce genre est évidemment conditionné par l'aptitude même que l'on envisage. Jamais on ne parvient à introduire de force dans le tempérament intellectuel ou moral d'un enfant les qualités qui ne peuvent dériver d'aucune de celles qu'il possède en vertu de sa constitution ; l'influence extérieure, le procédé éducatif utilisé, quel qu'il soit, ne crée rien à partir de rien, la transmutation ne se produit pas plus dans cet ordre de phénomènes qu'elle ne se produisait dans le creuset des alchimistes. Il ne faut pas oublier, d'ailleurs, que souvent certaines aptitudes se développent envers et contre tous les procédés mis en œuvre. L'enfant « suit son penchant » chaque fois qu'il ne rencontre pas des conditions extérieures capables de le modifier. Mais il faut bien dire aussi que la contre-épreuve faisant constamment défaut, il est généralement difficile d'affirmer que l'influence de l'éducation a été sans effet -- bon ou mauvais.

Or, ce que nous pouvons observer tous les jours, quand il s'agit de cette action individuelle sur l'enfant, ne diffère pas essentiellement de ce qui se produit dans l'interaction d'un organisme quelconque avec le milieu, ce terme étant pris dans son sens le plus large. Toujours et constamment l'organisme varie en fonction de la constitution qu'il possède au moment considéré, et la variation qui se produit conditionne celle qui se produira immédiatement après. Ce conditionnement incessant et nécessaire marque une partie des limites de la variation. Quant à l'autre partie, elle dépend de l'influence mise en jeu

et de la nature du système d'échanges qu'elle détermine. Si ce système est incompatible avec l'existence, l'organisme disparaît; mais tant que le système demeure compatible avec l'existence l'organisme demeure capable de varier.

Les changements qui résultent ainsi de l'interaction du complexe organisme $\times$ milieu s'effectuent-ils d'une manière successive et continue, ménageant une série de transitions entre le point de départ et le point d'arrivée, ou bien au contraire se produisent-ils d'un seul coup, établissant d'emblée une différence tranchée? la variation est-elle continue ou discontinue?

Sur ce thème, les discussions se multiplient depuis quelques années. Les néo-mendéliens, à la suite de JOHANNSEN ⁽¹⁾ et de DE VRIES, admettent que les variations héréditaires, résultant du changement d'un « gène » ou « facteur », ou de l'extériorisation d'un facteur préexistant, sont forcément discontinues; toute variation continue ne serait qu'une fluctuation somatique. L'impression de continuité entre les formes stables formant ensemble une même « population » dépendrait de ce que les divers individus renferment des gènes différents, mais il n'existerait entre les uns et les autres aucun lien de descendance. NILLSON-EHLE avec les céréales, JENNINGS avec les Paramécies, VOLTERECK avec les Daphnies, et d'autres encore, ont pu isoler des lignées diverses parfaitement distinctes, et chacune caractérisée par une forme spéciale. Ces expériences semblent manquer de rigueur et les conclusions de solidité. Pour ce qui est des Paramécies, en particulier, CALKINS et GREGORY montrent que dans une seule « lignée pure », telle que la définit JENNINGS, on peut isoler des lignées secondaires qui diffèrent les unes des autres plus que les lignées principales ne diffèrent entre elles ⁽²⁾; des variations se produisent donc qui ne permettent pas d'accorder une grande valeur aux affirmations de NILLSON-EHLE, JENNINGS et autres, puisque la discontinuité qu'ils prétendent établir n'est pas précisément démontrée.

Toutefois, les données expérimentales prouvent que, d'une forme considérée, dérivent directement, sous certaines conditions,

⁽¹⁾ JOHANNSEN. The genotypic conception of heredity. *The American naturalist*, t. XLV, 1911.

⁽²⁾ CALKINS and GREGORY. *Journ. of experim. Zool.*, t. XV, 1913.

des formes capables d'être mises en série et donnant l'impression d'une continuité parfaite, alors même qu'elles sont des formes divergentes. Les Mouches à ailes abrégées ou atrophiées de MORGAN en sont un exemple saisissant, mais il n'est pas le seul ni le premier. Déjà, P. MARCHAL avait montré que le *Lecanium corni* élevé sur diverses plantes donne des formes qui se relient morphologiquement les unes aux autres, bien que naissant toutes directement de la même souche ⁽¹⁾. Et, suivant toute vraisemblance, nombre de séries établies par les anatomistes comparateurs correspondent à un phénomène du même ordre, telle, par exemple, la série des formes de l'utérus et du vagin des Marsupiaux où l'on trouve, entre un vagin indépendant de l'uretère et un vagin fonctionnel développé aux dépens de cet uretère, des transitions constituées par un diverticule du fond du vagin normal,

Mais de ce que les faits sont patents, faut-il conclure à la discontinuité contre la continuité ? En aucune manière. La question est, en effet, mal posée, parce qu'elle dérive d'un point de vue exclusivement morphologique. De ce point de vue, *toute variation* marque forcément un écart entre la forme nouvelle et celle d'où elle provient. Parfois très petite, l'amplitude de cet écart peut être parfois aussi fort considérable ; quelle qu'elle soit, elle implique la discontinuité : celle-ci ne traduit nullement ni le durable ni le provisoire, et il ne suffit pas de comparer un organisme à son ascendant immédiat pour décider de la valeur héréditaire de sa constitution. L'amplitude morphologique n'a aucune importance, car elle résulte forcément d'un ensemble de processus qui passent par degrés de l'un à l'autre. Sous la discontinuité morphologique réside la continuité des processus physico-chimiques.

Du reste, même en s'en tenant au seul point de vue des formes, les données expérimentales prouvent qu'en certaines circonstances des variations successives et de même sens se greffent les unes sur les autres, réalisant finalement une série d'intermédiaires véritables entre deux extrêmes. Les Pêchers à feuilles subpersistantes et les *Leptinotarsa* résistant à la sécheresse sont, à cet égard, tout à fait frappants. Il convient seule-

(1) P. MARCHAL. Le *Lecanium corni*. Soc. de biol. 1905.

ment de remarquer que l'écart entre la forme initiale et la première variation n'est pas plus petit que celui qui sépare une *Drosophile* à ailes normales d'un *Drosophile* aux ailes légèrement abrégées.

Cessons donc de nous obstiner à vouloir résoudre par les procédés morphologiques des problèmes qui sont essentiellement d'ordre physiologique. Car c'est demeurer intégralement dans le domaine superficiel de la morphologie que d'imaginer des facteurs correspondant aux apparences extérieures. L'hypothèse reposant sur ces apparences, tout ce qui en découle ne repose donc sur rien. Dire avec JOHANNSEN et d'autres, qu'une variation se produit par changement isolé d'un « gène », parler de constitution « génotypique » est une explication verbale. Et même si l'on accorde aux facteurs une constitution chimique aussi compliquée que l'on voudra, il n'en reste pas moins qu'un changement ne peut être un processus local, mais le résultat de l'interaction moléculaire qui s'enchaîne d'une manière inextricable à l'intérieur du sarcode, et dont nous n'avons à l'heure actuelle qu'une idée fort imparfaite. N'essayons pas de dépasser ce que nous pouvons savoir, appuyons-nous sur les seules données positives que nous possédons, et nous serons alors persuadés que la discontinuité des formes n'a aucune signification profonde.

CHAPITRE VII

L'ESPÈCE

Les conclusions auxquelles conduit l'étude de la variation amènent aussitôt à examiner la question de l'espèce. Les recherches de génétique interprétées du point de vue néo-mendélien résolvent cette question d'une manière très simple : puisque l'organisme est un agrégat de facteurs, tous les êtres renfermant les mêmes facteurs seront de la même espèce ; les espèces différeront d'une grandeur connue, il existera entre elles des intervalles égaux, l'espèce sera bien une réalité et nous pourrons toujours isoler des « lignées pures », des « génotypes » ayant exactement la même constitution. A vrai dire, l'aspect extérieur ne permettra pas, à lui seul, de discerner les individus appartenant à un même génotype, car les influences extérieures produisent des variations individuelles qui leur donnent l'apparence de formes très différentes. C'est ainsi que dans un même « génotype » de *Paramécies* il existerait, suivant JENNINGS, des individus de diverses tailles ; les plus grands se rapprocheraient des plus petits du génotype de la taille supérieure et les plus petits se rapprocheraient du génotype de la taille immédiatement au-dessous. Néanmoins, des cultures bien suivies permettraient d'isoler des séries de lignées, chacune constituant un groupe distinct.

En tout ceci, il ne s'agit plus vraiment d'espèce au sens linnéen du mot, mais de « lignées ». Sur leur nature et leur origine, les opinions diffèrent et nous ne nous y arrêterons pas. Nous constaterons seulement que, par cette conception, les biologistes actuels reviennent indirectement à l'idée jordanienne de la « petite espèce ». On se souvient, en effet, que JORDAN, en examinant divers exemplaires de *Draba verna* et autres Crucifères, de *Viola tricolor*, put isoler plusieurs catégories dont les individus

différait de ceux des catégories voisines par d'infimes particularités morphologiques : poils bifurqués, poils trifurqués, pétales larges ou étroits, etc. Cultivant ces formes séparément, JORDAN obtenait autant de lignées où ces particularités se montraient constantes. Il parvint ainsi à dissocier *Viola tricolor* en plusieurs dizaines, et *Draba verna* en plus de 200 lignées distinctes, constituant à son dire autant d'espèces distinctes jusque-là confondues en une seule : l'espèce linnéenne ne serait donc que la réunion d'un certain nombre d'*espèces élémentaires*. JORDAN les déclarait invariables ⁽¹⁾.

Ainsi conçue, la question de l'espèce apparaît sous un jour absolument théorique et, de plus, beaucoup trop simple. Assurément l'idée d'espèce se rattache étroitement à l'idée de continuité, et il était fort inutile de créer une terminologie nouvelle, qui a pour principal effet d'augmenter les confusions. Aucune discussion n'est possible sur la définition même de l'espèce, c'est celle de l'hérédité : continuité de substance, similitude des générateurs aux engendrés. Les difficultés commencent, quand on passe de la théorie à la pratique et que l'on s'applique à séparer les espèces ou les lignées. Et c'est là l'intérêt essentiel, car il importe à quiconque étudie les formes vivantes, quel que soit son point de vue, de connaître avec la plus grande précision le matériel qu'il utilise.

Or, placée sur ce terrain pratique, la question se complique infiniment. Tâchons de l'analyser en détail.

Le début des controverses relatives à la question de l'espèce ne date guère que de l'avènement du transformisme darwinien. Les hésitations momentanées de BUFFON, les idées de LAMARCK sur les rapports du concept avec la réalité phénoménale n'avaient exercé aucune influence sensible. N'éprouvant aucun doute, botanistes et zoologistes admettaient comme un dogme l'aphorisme de LINNÉ : *Species tot numeramus quot diversæ formæ in principio sunt creatæ* ; en conséquence, ils établissaient sans arrière-pensée l'inventaire des formes vivantes, les répartissant par catégories.

Ces catégories demeurèrent longtemps imprécises. Les natu-

⁽¹⁾ A. JORDAN. *Diagnoses d'espèces nouvelles ou méconnues pour servir de matériaux à une flore réformée de la France et des contrées voisines*, 1854.

ralistes ne séparaient pas des formes tranchées, nettement distinctes les unes des autres, mais des groupes à limites un peu vagues. L'idée d'unité élémentaire, l'idée d'espèce se développe tardivement et n'acquiert son sens actuel que vers le début du XVIII^e siècle. C'est seulement en 1700 que TOURNEFORT en donne la première définition : « le genre se compose de plantes qui se ressemblent par leur structure, les espèces se composent de plantes qui se distinguent dans le genre par quelque caractère particulier. » Dès ce moment, la réalité de l'espèce est admise comme un fait, et les naturalistes s'efforcent d'en préciser la définition, afin d'établir la règle générale qui servira à distinguer les espèces avec une suffisante certitude. Les définitions se succèdent alors sans interruption, presque toutes se ramenant au fond à la formule de CUVIER : « L'espèce est une collection de tous les corps organisés nés les uns des autres ou de parents communs et de ceux qui leur ressemblent autant qu'ils se ressemblent entre eux ». L'idée de continuité et de similitude était ainsi mise au premier plan et les naturalistes admettaient implicitement que la similitude morphologique impliquait une étroite parenté.

Mais à peine les naturalistes parvenaient-ils à s'entendre sur des termes précis que le transformisme vint soulever la question de la variabilité. La possibilité de changements, l'importance probablement très grande de l'individu attirèrent désormais l'attention. Que devenait l'espèce, si malgré la continuité, la similitude disparaissait ?

Des discussions passionnées s'élevaient aussitôt, dont l'espèce fut l'objet immédiat, et à un double point de vue. Il ne s'agissait plus maintenant, en effet, de trouver les critères qui permettraient de séparer à coup sûr les espèces, il fallait encore et avant tout rechercher si ces critères existaient, si les formes vivantes, changeant d'aspect et naissant les unes des autres, constituaient des séries ininterrompues, ou si chacune différait de toutes les autres d'une manière assez nette et assez constante pour pouvoir être reconnue sans difficultés.

Bien que ne se confondant pas, les deux points de vue ont quelques traits communs. Fixes ou variables, en effet, les êtres vivants forment, sans conteste, des groupes morphologiques distincts et il importe d'examiner la valeur propre de ces grou-

pes. A cet examen, la variabilité, supposée réelle, n'oppose aucun obstacle, car elle n'implique pas des modifications incessantes assez rapidement visibles pour empêcher d'apprécier des différences à un moment donné. Nous pouvons, du reste, isoler dans le temps un moment aussi court qu'il nous plaira, durant lequel les êtres demeureront pratiquement fixes.

1. Point de vue morphologique.

Laissons donc provisoirement de côté la question de la variabilité et recherchons si les formes vivantes constituent des catégories élémentaires bien tranchées, de même valeur intrinsèque, les espèces, — en d'autres termes, s'il existe un moyen sûr, objectif, de séparer les formes les unes des autres.

Dès l'abord se présente le critère morphologique par lequel on prétend pouvoir apprécier à la fois les ressemblances extérieures et leurs relations génétiques, étant admis que celles-ci découlent de celles-là. L'appréciation de la continuité héréditaire n'a pas, en effet, d'autre fondement que la comparaison morphologique, puisque les naturalistes qui dressent l'inventaire des formes n'attendent pas, à l'ordinaire, le résultat d'élevages ou de cultures pour décider du lien de parenté. Le voudraient-ils, d'ailleurs, qu'ils ne le pourraient, car, ce qui s'offre à leur étude, ce ne sont presque jamais des corps vivants, mais des cadavres. Les systématistes doivent donc répartir ces cadavres en espèces, et ne possèdent souvent, pour le faire, qu'un nombre très restreint d'individus semblables ; parfois même ils n'en possèdent qu'un. Suivant ces naturalistes, par suite, l'appréciation des ressemblances suffit pour décider des rapports de descendance ; ils portent un jugement, et le portent en dernier ressort comme si, vraiment, quelques analogies de forme impliquaient nécessairement la filiation. Et cette conviction solide, cette foi profonde dans la forme va si loin, que les paléontologistes décrivent, sous le nom d'espèces, des morceaux de fossiles, que récemment, même, un zoologiste a cru pouvoir établir, non plus une espèce, mais une famille, sur la vue d'un fragment informe d'animal macéré ⁽¹⁾.

(1) *C. R. Acad. Sc.*, t. CLVIII, 1914, p. 2014.

Existe-t-il donc un critère morphologique qui légitime et justifie cette prétention ? A. DE QUATREFAGES insiste sur ce point que le mot espèce traduit *avant tout* l'idée d'une très grande ressemblance. Mais nous devons prendre garde que si cette ressemblance permet de grouper un certain nombre d'individus, elle ne nous renseigne nullement sur la valeur des différences qui séparent les individus de ce groupe de ceux d'un autre groupe. Par conséquent, si le mot espèce renferme une idée de ressemblance, il renferme aussi, et *avant tout* peut-être, une idée de différence. Les morphologistes, du reste, ne s'y méprennent guère et, pour eux, la recherche d'un critère revient précisément à établir la valeur relative des caractères qui distinguent une espèce d'une autre.

A.-L. de JUSSIEU paraît être le premier qui ait implicitement posé la question sur ce terrain et mis en avant l'importance relative, la subordination des caractères, idée reprise par A. MILNE-EDWARDS ⁽²⁾. Les organes constants et d'existence générale constitueraient les caractères primaires ; les organes sujets à un petit nombre d'exceptions fourniraient les caractères secondaires et les organes les plus variables les caractères tertiaires. Cette hiérarchie peut paraître acceptable en principe ; son application se heurte à de grandes difficultés. MILNE-EDWARDS reconnaît « que la valeur zoologique d'un même caractère anatomique varie dans les différentes parties d'une même série animale, aussi bien que d'un groupe naturel à l'autre ». Ainsi, le système dentaire, tout à fait caractéristique chez un grand nombre de Mammifères terrestres, ne l'est plus chez les Cétacés. Le critère ne sera donc jamais le même ; il faudra en établir un pour chaque groupe particulier. Conclusion fort grave, car, non seulement la connaissance d'un groupe n'aidera nullement à celle des autres, mais, surtout, tout terme de comparaison entre les divers organismes faisant entièrement défaut, rien n'indiquera si les espèces admises sont des unités de même valeur.

L. AGASSIZ ⁽³⁾, cependant, mû par le désir non dissimulé de prouver la réalité de l'espèce, a cru découvrir une règle générale donnant les caractères distinctifs des diverses catégories.

(1) A. de QUATREFAGES. *L'unité de l'espèce humaine*, Paris, 1861.

(2) H. MILNE-EDWARDS. *Introduction à la zoologie générale*, Paris, 1857.

(3) L. AGASSIZ. *De l'espèce et de la classification en zoologie*, Paris, 1869.

Pour lui, d'ailleurs, toutes ces catégories « ont, aussi bien que l'espèce, leur fondement dans la nature même » ; elles ne se distinguent pas les uns des autres par la quantité des caractères, mais par leur qualité, car les éléments de structure des organismes ne sont pas de valeur égale : la forme n'est pas de même sorte que la « complication de structure » et celle-ci que le « plan de structure ». Le plan de structure fait l'*embranchement*, la complication de structure fait l'*ordre*, la forme générale résultant de la structure fait la *famille*, les détails de structure de quelques parties font le genre, enfin l'espèce ne peut être reconnue que par la détermination des rapports entre les individus et le monde ambiant, la détermination de leurs parents, celle des proportions et les rapports des parties et leur ornementation.

Cet effort d'analyse n'aboutit, on le voit aisément, à aucun résultat utile. Après comme avant, l'appréciation des ressemblances et des différences, conduisant à reconnaître l'espèce et tous les autres groupes, ne repose sur aucune règle précise. Du reste, les naturalistes classificateurs n'ont rien tiré des vues entièrement théoriques d'Agassiz ; ils ne cessent de rechercher le caractère ou l'ensemble des caractères différentiels capables de mettre un terme à leurs incertitudes. Tour à tour, les suggestions les plus variées ont été faites, tous les organes ont successivement servi pour fournir le critère morphologique de l'espèce. Mais, à l'usage, aucun d'eux n'a donné le résultat attendu et les systématistes se divisent en deux camps opposés, disputant sur l'importance des particularités anatomiques choisies pour séparer les espèces ; les uns, accordant une valeur très grande à des différences minuscules, multiplient les espèces ; les autres, tenant ces différences comme accessoires et formant des « variétés ou des races » dans l'espèce, reconnaissent un nombre moins grand d'espèces. Dans l'un et l'autre camp, d'ailleurs, les discussions sur la « validité d'espèces litigieuses » s'éternisent et, finalement, les naturalistes éclairés avouent n'avoir « plus d'autre ressource que la comparaison attentive de l'ensemble des caractères, laquelle relève surtout, on le sait, de l'appréciation personnelle et du tact de celui qui observe ⁽¹⁾ ».

(1) J. PÉREZ. De l'organe copulateur mâle des Hyménoptères et sa valeur taxinomique, *Ann. Soc. ent. Fr.*, 1894.

Un élément subjectif fort important joue donc un rôle essentiel, élément que tout concourt à mettre en défaut. Dans bien des circonstances, le « flair » du morphologiste l'induit en erreur, et tout spécialement dans le cas du polymorphisme. Fréquemment, en effet, les systématistes admettent comme espèce distincte des êtres qui s'engendrent l'un l'autre, formes saisonnières ou formes larvaires. Parfois, d'heureux hasards, permettent de réparer ces bévues. L'une des plus célèbres concerne *Vanessa levana-prorsa*, Papillon qui a deux formes. Chaque année l'une, claire (*levana*) naît au printemps et pond des œufs qui, en été, donnent l'autre forme, foncée (*prorsa*). On sait aussi que les larves de nombreux Invertébrés, passant pour des formes définitives, ont été décrites indépendamment des adultes qui en dérivent (*Cercaria* des Trématodes, *Actinotrocha* de *Phoronis*, par exemple).

Inversement, lorsque les différences entre organismes ne portent que sur une particularité supposée peu importante, telle que le système de coloration, des organismes dissemblables sont considérés comme appartenant à la même espèce. Ainsi, LINNÉ comprenait sous le nom d'*Helix nemoralis* l'ensemble des individus uniformément colorés en jaune ou cerclés de 1 à 5 bandes brunes. Les différences dans le nombre des bandes passaient pour insignifiantes. Mais MULLER, quelques années après, crut discerner parmi tous ces *Helix*, sans faire état de l'existence et du nombre des bandes, deux espèces distinctes caractérisées par les dimensions générales de la coquille et la coloration du péristome. A la plus grande, dont le péristome est noir, il conserva le nom de *H. nemoralis*; à la plus petite, dont le péristome est blanc, il donna le nom d'*H. hortensis*. De MULLER ou de LINNÉ, lequel a raison ? Question longtemps débattue et difficile à résoudre. La difficulté provient de ce fait que les caractères morphologiques différentiels sont inconstants, voire interchangeable. D'une part, la coloration noire du péristome fait parfois défaut chez *H. nemoralis*, tandis que le péristome blanc d'*H. hortensis* prend une coloration brune ; d'autre part, les rapports de taille, la hauteur de spire diminuent ou se renversent... Et les difficultés de cet ordre se rencontrent à tout instant, quels que soient les organismes considérés.

De ces hésitations et de ces discussions la réalité objective de l'espèce ne ressort évidemment pas ; bien au contraire, même, l'impossibilité de trouver un critère pour séparer les formes à coup sûr conduirait à ne voir dans l'espèce qu'une catégorie de l'esprit.

2. Point de vue physiologique

Pour des raisons diverses, la plupart des naturalistes ont répugné ou répugent à accepter cette conclusion. Les uns ont quelque peine à comprendre la relativité des phénomènes et d'autres s'attachent obstinément à un créationnisme strict. C'est pourquoi, pensant que les rapports morphologiques ne traduisent pas exactement les rapports constitutionnels, quelques-uns ont espéré trouver dans un critère physiologique l'instrument qui les mettrait en mesure d'apprécier objectivement la valeur systématique de la morphologie. Certains d'entre eux, GODRON⁽¹⁾ en particulier, remarquent que des végétaux très semblables et généralement confondus se comportent de manière différente. Sous le nom de *Lychnis dioïca*, par exemple, les botanistes réunissent des plantes très voisines par leurs apparences extérieures, dont les unes s'ouvrent le soir et les autres le matin. Sans doute, un examen minutieux montre entre ces plantes des différences dans la forme des dents du calice, dans l'aspect de la capsule et la disposition de ses dents, mais ces différences sont si légères qu'elles ne semblent pas légitimer une séparation. La manière d'être physiologique indique, au contraire, une distance assez grande et exige que l'on disjoigne *L. dioïca* en deux espèces : *L. vespertina* et *L. diurna*. La physiologie fait ressortir et donne de l'importance à de minuscules particularités extérieures ; si ces particularités sont permanentes dans la suite des générations, elles caractériseront l'ensemble des individus qui les porte : n'est-ce pas la définition même de l'espèce ?

La pratique des élevages et des cultures donnerait-elle une réponse à cette question ? Nous avons vu que JORDAN, et l'école

(1) D. A. GODRON. *De l'espèce et des races dans les Êtres organisés*. Paris, J.-B. Baillière, 1859.

mendélienne à sa suite, ont apporté des indications dans ce sens. Mais les cultures prouvent aussi que la constance des particularités étudiées n'exclut pas les variations individuelles, si bien que les formes extrêmes d'une « espèce élémentaire » jouent le rôle d'intermédiaire avec les formes extrêmes d'autres « espèces élémentaires » ; bien mieux, ces variations sont parfois héréditaires ⁽¹⁾. L'appréciation de ces formes transitionnelles reste donc purement arbitraire, et les cultures ne fournissent pas, loin de là, un critère indiscutable. Sans doute, en nous obligeant à envisager l'espèce dans le temps, elles nous mettent en garde contre les confusions dues aux fluctuations individuelles qui établissent entre les lignées des passages purement formels ; par contre, elles montrent la possibilité de changements : la barrière que les cultures élèvent d'un côté entre les espèces disparaît ainsi de l'autre.

La physiologie ne procurerait-elle pas un critère meilleur ? Plusieurs naturalistes ont cru en trouver un dans la fécondité des croisements. Ils ont admis que si l'accouplement de deux organismes demeurerait infécond ou, tout au moins, donnait des produits stériles, ces deux organismes appartenaient, sans discussion, à deux espèces distinctes, quelles que soient leurs ressemblances extérieures. LLIGER, dès 1800, définissait l'espèce : l'ensemble des êtres qui donnent entre eux des produits féconds.

A la mise en pratique de ce critère, s'opposent tous les obstacles inhérents à la nécessité d'élever des animaux ou de cultiver des plantes. Tout spécialement, quand les systématisistes s'occupent de fossiles, l'impossibilité de dresser un inventaire devient alors complète. G. COUTAGNE ⁽²⁾ a tenté de tourner la difficulté, s'ingéniant à faire ressortir, de données recueillies à l'aide de la morphologie, le critère physiologique. L'étude détaillée d'une grande quantité de coquilles groupées dans le genre *Helix* conduit COUTAGNE à établir trois séries de données qui, suivant lui, doivent permettre la séparation objective et indiscutable des espèces dont la réalité ressortira par

(1) CALKINS and GREGORY. *Op. cit.*

(2) G. COUTAGNE. Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France, *Soc. d'Agr. Sc. et Indust. de Lyon*, 1895.

cela même. Un ensemble d'individus constituera donc une espèce distincte, s'il diffère dans sa morphologie, dans sa dispersion géographique, — s'il n'existe pas entre lui et un autre ensemble des formes intermédiaires.

Or, aucune de ces données n'a de valeur générale. Sans insister sur les différences morphologiques, je remarque combien il est difficile de recueillir des renseignements précis sur la dispersion géographique et, surtout, sur les causes de cette dispersion. Ces causes ne tiennent pas nécessairement à la constitution de l'organisme; elles peuvent être d'ordre mécanique. En fait, la discordance des aires de dispersion ne fournit un renseignement utile que dans le cas où les ensembles considérés ayant un habitat en partie commun, l'un d'eux s'étend plus que l'autre : la différence prouve évidemment que l'une des formes supporte des conditions climatiques que l'autre ne supporte pas. Mais ce n'est point le cas général. Quant à la troisième série de données, d'une application plus aisée en apparence, elle donnerait indirectement, suivant COUTAGNE, le résultat des croisements éventuels entre les formes que l'on compare; l'absence d'intermédiaires prouverait l'infécondité des croisements ou de leurs produits. La recherche pourrait même être faite sur des fossiles, en tout cas sur des organismes morts, à la condition de disposer d'un assez grand nombre d'individus provenant de régions différentes. Malheureusement, les croisements ne donnent pas toujours des formes intermédiaires, et celles-ci, quand elles existent, ne proviennent pas toujours de croisements, si féconds soient-ils; elles ont souvent, nous venons de le voir, une toute autre origine. De plus, ces formes manquent parfois d'un côté et abondent ailleurs : c'est ce qui arrive pour *H. nemoralis* et *H. hortensis* étudiées par COUTAGNE.

En conséquence, et en dépit de son ingéniosité, le procédé ne fournit guère de résultats précis; l'expérimentation seule renseigne sur la valeur des croisements et du critère physiologique de l'espèce.

A vrai dire, l'expérimentation ne jette pas beaucoup de lumière sur la question; elle la complique bien plutôt, en mettant en relief un discord entre notre appréciation des

distances morphologiques et celle des distances physiologiques. Des organismes extérieurement semblables *dans toutes leurs parties* n'en diffèrent pas moins les uns des autres d'une façon marquée. Les Souris sauvages de la lignée *C* et celles de la lignée *M* ⁽¹⁾ ont un aspect identique ; elles n'en donnent pas moins des produits différents, lorsqu'on les accouple avec la même Souris blanche. HOWARD et FISKE ⁽²⁾ ont constaté, de même, que deux Mouches parasites, en tous points semblables extérieurement, l'une américaine, l'autre européenne, ne se comportent pas de la même manière vis-à-vis des chenilles de *Porthesia chrysorrhæa* ; les larves de la première ne supportent pas les sucs urticants des chenilles, qui ne gênent en rien les larves de la seconde.

Chez les Souris, comme chez les Mouches, nous apercevons une similitude morphologique qui masque à nos yeux des différences profondes. Que l'on dissimule ces différences sous le terme de « races physiologiques », « espèces élémentaires », « génotypes », elles n'en existent pas moins ; leur existence et leur nature nous importent seules, elles nous indiquent que nous ne possédons *aucune commune mesure entre les formes extérieures et les états constitutionnels*. Si donc nous acceptons comme critère physiologique le résultat des croisements, comment l'accorderions-nous avec le critère morphologique ? Laquelle, de la physiologie ou de la morphologie subordonnerait-on à l'autre ? Où poser les limites de l'espèce ? Les avis sont partagés.

GODRON, pour qui l'espèce est une réalité, un type permanent limité par des caractères rigoureusement héréditaires et ne s'altérant jamais, admet la possibilité de la fécondation entre espèces « voisines » ; mais il admet, en outre, que les produits de pareilles unions sont généralement stériles. Les exceptions, toutefois, ne sont pas rares ; à l'infécondité du Mulet, pour préciser, s'oppose la fécondité des hybrides Chien × Loup. Le Chien et le Loup n'en seraient pas moins deux espèces aussi valables que l'Ane et le Cheval, et GODRON ne pense pas à

⁽¹⁾ Voy. p. 75.

⁽²⁾ L. O. HOWARD and W. F. FISKE. The importation into the United States of the parasites of the Gipsy-Moth and the Brown-tail Moth. *U. S. Report of Agricult. Bureau of entomology. Bull.*, 91, 1911.

mesurer à nouveau l'importance des caractères anatomiques sur lesquels repose la distinction de ces espèces. Par contre, il remet ces caractères en question dans des circonstances très analogues. Ainsi, les botanistes établissent les genres des Caryophyllées d'après le nombre des styles : les Cucubales et les Silènes en ont trois, les *Lychnis* en ont cinq ou six ; cette différence numérique aurait donc une valeur très grande. Or, on peut féconder *Lychnis vespertina* par *Cucubalus viscosa* et *Lychnis diurna* par *Silene noctiflora*. GODRON s'étonne et se demande si le nombre des styles est vraiment, pour les Caryophyllées, un caractère générique, et si le nombre des valves de la capsule, le port général, le mode d'inflorescence ne fourniraient pas des indications meilleures conduisant à réunir ces plantes dans un même genre.

Ainsi GODRON accepte de prendre la physiologie pour guide de ses recherches morphologiques, mais seulement lorsque la discordance entre les deux lui paraît excessive. Sans souci de cet élément d'appréciation personnelle, il demeure convaincu de la réalité objective de l'espèce. Mais il n'entraîne guère la conviction d'autrui, car, en fin de compte, la physiologie éloigne ce que la morphologie rapproche et inversement : le critère physiologique n'apporte qu'incertitudes nouvelles. Serait-ce qu'il faudrait l'utiliser d'une autre manière ?

Plusieurs naturalistes, avec LOTSY⁽¹⁾ et PLATE⁽²⁾, prenant pour point de départ des données anciennes, admettent que le croisement entre espèces de genres différents produit des hybrides d'aspect intermédiaire, mais constant ; que le croisement entre espèces de même genre produit également des hybrides d'aspect intermédiaire, mais ne se maintenant pas dans les générations subséquentes ; que le croisement entre simples variétés suit exactement les règles de MENDEL, uniformité des hybrides de première génération, disjonction des individus à partir de la deuxième génération.

Ces distinctions ne peuvent être établies par les faits ; elles sont même contraires aux faits. D'une part, comment juger de

¹ J. P. Lotsy. Hybrides entre espèces d'*Antirrhinum*. IV^e Conf. génét. intern. 1911 (1913).

⁽²⁾ *Op. cit.*, p. 193.

la constance ou de l'instabilité d'hybrides, quand ils sont complètement stériles? d'autre part, quand le même couple de Souris *gris* $\times$ *noir* donne, suivant les portées, des hybrides qui se disjoignent ou des intermédiaires les uns stables, les autres non stables ⁽¹⁾, admettrons-nous que la même Souris noire et la même Souris grise appartiennent tantôt à deux variétés, tantôt à deux espèces, tantôt à deux genres différents? Mais le défaut le plus grave de toutes ces distinctions est de constituer une simple pétition de principes. Les auteurs, en effet, affirment ingénument que les croisements entre certaines espèces suivent les règles de MENDEL de la même façon que les croisements entre variétés. Dès lors, pourquoi les unes sont-elles des espèces et les autres des variétés, sinon parce que l'importance de l'aspect morphologique semble supérieure, malgré tout, à celle des faits physiologiques?

En présence de ces difficultés, quelques mendéliens, avec PUNNETT ⁽²⁾, — BATESON ⁽³⁾ développe une idée très voisine — reconnaissent volontiers qu'il n'existe aucun attribut visible de l'espèce, et que les croisements ne fournissent pas davantage un critère satisfaisant. Se fondant sur la conception néo-mendélienne de l'organisme — agrégat de caractères indépendants et interchangeables — ils admettent que les croisements entre simples variétés donnent naissance à des produits que leur forme et leur stabilité feraient prendre pour de véritables espèces. La continuité héréditaire n'aurait donc plus aucune importance et la confusion deviendrait complète, car nous serions facilement entraînés à rechercher ce qui distingue une « espèce » d'une « variété » et en quoi celle-ci diffère de l'« espèce élémentaire », du « génotype ».

Dans tous les cas, le critère physiologique perd toute valeur, puisque la fécondité des individus, le résultat des croisements, même la permanence des caractères dans la lignée, ne donnent aucune indication sûre. Pour PUNNETT, le seul critère valable serait la stérilité immédiate des accouplements, car elle indiquerait que le sarcode de l'ovule d'un individu tue le sarcode du spermatozoïde de l'autre ou inversement. Toute

(1) Première partie, chap. II.

(2) PUNNETT. *Op. cit.*

(3) BATESON. *Mendel's principles.*

fécondation étant ainsi impossible, il est, par suite, impossible d'exprimer la différence en langage mendélien : ce sont alors des espèces.

Mais alors, quel beau chaos ! L'étude des fécondations hétérogènes prouve, en effet, que la « toxicité » d'un sarcode pour l'autre ne donne pas d'indication absolue et que son choix, comme critère, conduirait à des conclusions incohérentes. Les croisements réciproques effectués par BALTZER et par TENNENT montrent que la fécondation provoque le développement de l'œuf dans un cas et la destruction des spermatozoïdes dans l'autre. Que décider alors ? Le résultat du croisement répond au critère dans un cas, puisqu'un gamète « empoisonne » l'autre, et n'y répond pas dans l'autre, puisque la fécondation a lieu normalement et permet d'exprimer les différences en langage mendélien. Ce sont des espèces en un sens, ce ne sont que des variétés dans l'autre. Et lorsque, suivant le milieu, comme l'a montré GODLEWSKI, l'ovule fécondé par un spermatozoïde étranger dégénère ou ne dégénère pas, le même individu sera-t-il espèce ou variété ? Que dire aussi, quand l'action d'un spermatozoïde sur un œuf provoque un développement, alors que les deux gamètes appartiennent à des organismes n'ayant certainement entre eux aucune parenté proche⁽¹⁾, Crapaud et Triton, Oursins et Mollusques, Oursins et Annélides ? Assurément dans ces cas extrêmes, la fécondation ressemble d'assez près à une parthénogenèse, le sperme agit surtout chimiquement, car les noyaux ne se conjuguent pas : il n'y en a pas moins segmentation de l'œuf, développement d'un individu, ce qui rend inapplicable le critère de la stérilité et mène à des conclusions visiblement absurdes.

3. Signification biologique de l'espèce

Ainsi, la recherche d'un critère a pour résultat final le désaccord et la confusion. Quelque point de vue que l'on adopte, on ne réussit pas à enfermer l'espèce dans une définition précise,

(¹) V. p. 184.

à établir objectivement l'existence d'une unité élémentaire constante et nettement caractérisée.

Qu'est-ce à dire ?

Les documents recueillis sont cependant nombreux et variés ; ne serait-il pas possible de les interpréter sans parti-pris, d'en mesurer la valeur et d'en dégager des conclusions fermes ?

Un fait initial ressort de l'observation courante : entre les êtres vivants existent des différences d'ordre constitutionnel ; il s'agit d'en apprécier la portée. A ce point de vue, l'accouplement d'individus morphologiquement dissemblables, l'ensemble des résultats obtenus par les recherches sur l'hérédité et la variation, montrent clairement que notre appréciation de l'aspect extérieur ne permet nullement d'évaluer la grandeur réelle des dissemblances. Des écarts morphologiques que nous estimons très grands correspondent à des écarts physiologiques relativement faibles ; inversement une apparente similitude cache un écart physiologique marqué. L'expérience et l'observation prouvent, d'ailleurs, que les propriétés physiologiques constatées sont respectivement héréditaires, de sorte que l'on ne peut arguer de différences momentanées et simplement individuelles.

Suivant toute évidence, la valeur de ces différences constitutionnelles n'est pas toujours la même, ainsi que le montrent les résultats variés des croisements ; mais l'intérêt de ces différences réside surtout dans leurs effets sur les rapports mutuels des organismes ; si elles aboutissent à séparer les uns des autres des groupes d'individus, elles réaliseront forcément l'espèce.

Ces différences se traduisent souvent par la faible attraction qui s'exerce entre les individus de sexe opposé ; supprimant les croisements, elles ont, par conséquent, pour effet, d'isoler, au moins en partie, des lignées douées de propriétés définies, abstraction faite de leur aspect extérieur. L'amixie peut être complète, alors même que les possibilités mécaniques d'accouplement persistent et que les individus vivent mélangés. Les constatations de A. DELCOURT ⁽¹⁾ sont, à cet égard,

(¹) A. DELCOURT. Recherches sur la variabilité du genre *Notonecta*. Contribution à l'étude de la notion d'espèce. *Bull. Sc. Fr. et Belg.*, 1909.

démonstratives. Menant, sur les Hémiptères aquatiques compris dans le genre *Notonecta* une enquête rigoureuse et approfondie, DELCOURT remarque que, sous le même nom de *Notonecta glauca*, les systématistes confondent des organismes variés, différant à peine, il est vrai, par la teinte des élytres. La plupart de ces organismes s'accouplent sans difficulté les uns avec les autres ; l'un d'eux, néanmoins, forme une catégorie à part. Il se distingue par sa coloration relativement pâle, par la durée de son cycle évolutif (qui se termine en mars au lieu de se terminer en décembre) et surtout par l'absence d'accouplement avec les autres *N. glauca*. Les essais expérimentaux de croisement échouent, bien que la disposition des armures génitales n'oppose aucun obstacle matériel. Sous une dissemblance morphologique insignifiante à nos yeux existe donc une dissemblance constitutionnelle assez marquée, que traduit une amixie exclusivement physiologique, par défaut d'attraction sexuelle entre organismes habitant les mêmes mares et se rencontrant à tout instant.

La dissemblance des états constitutionnels n'entraîne pas forcément la suppression de cette attraction sexuelle ; elle conduit, néanmoins, à l'amixie par d'autres voies. Parfois, l'amixie provient de ce fait que l'interaction des états constitutionnels et du milieu entraîne les divers individus dans des directions différentes et détermine un isolement géographique. C'est ainsi que *Notonecta maculata*, morphologiquement assez semblable aux autres Notonectes, ne se mêle pourtant pas à elles, bien que vivant dans les mêmes mares. Particulièrement sensible à la lumière, *N. maculata* stationne dans les zones les plus éclairées où *N. glauca* ne va guère. Celle-ci, en outre, habite constamment les cantons où poussent des plantes aquatiques, dans les tissus desquels elle insère ses œufs, tandis que celle-là colle ses œufs sur le premier support venu et n'est pas spécialement attirée par les végétaux. Les occasions de rencontre entre ces deux organismes sont donc assez rares, de sorte que, même si l'attraction sexuelle n'était pas absente, elle ne pourrait guère s'exercer. Quelle que soit donc la valeur de la différence constitutionnelle, les deux catégories resteront constamment distinctes.

Du reste, il faut se garder d'attribuer au phénomène d'at-

traction sexuelle une valeur absolue ; il n'est certainement que relatif. A coup sûr, un mâle et une femelle d'états constitutionnels semblables sont plus attirés l'un vers l'autre que par un individu d'état différent, mais ce dernier, néanmoins, exercera parfois une certaine influence, et qui deviendra décisive, si elle s'exerce en l'absence de toute autre. Ainsi s'expliquent les hybridations spontanées fréquemment observées et suivies d'effet chez les animaux, spécialement chez les Insectes ; ainsi s'expliquent également, les accouplements, d'ailleurs infertiles, entre organismes incontestablement très éloignés les uns des autres.

Il semble, au surplus, que l'écart entre deux états constitutionnels ne conserve pas toujours la même valeur et que l'affinité sexuelle s'accuse ou disparaisse en même temps que cet écart varie. Parfois, en effet, entre deux formes existent tous les intermédiaires dans une région, tandis que dans une autre région les deux formes sont franchement distinctes. COUTAGNE l'a constaté pour *Helix hortensis* et *H. nemoralis*, pour *H. ventricosa* et *H. acuta* ; DELCOURT a saisi le phénomène sur le vif entre *Notonecta glauca* et *N. furcata*. Ces deux formes d'Insectes sont nettement tranchées dans le Nord, tandis que des transitions ménagées les réunissent dans le Midi ; — l'amphimixie est de règle dans le second cas, l'amixie dans le premier. Les *N. furcata* du Nord ne sont d'ailleurs pas entièrement superposables à celles du Midi ; les unes sont un peu plus petites que les autres, et ces différences extérieures traduisent, à n'en pas douter, des différences constitutionnelles.

Que signifient ces dissemblances régionales, et d'où proviennent les états intermédiaires ? Les dissemblances témoignent, à coup sûr, d'une influence actuelle et les états intermédiaires d'une parenté fort étroite, d'une communauté d'origine entre les organismes envisagés. Cela ne veut pas dire que les états extrêmes, incapables de s'accoupler ici, puissent le faire là sans avoir subi aucun changement ; rien n'empêche que ces états extrêmes conservent des valeurs comparables, et rien n'oblige à supposer que l'existence d'états intermédiaires dans certaines régions résulte d'une affinité sexuelle qui existerait ici et n'existerait pas là. Ces états intermédiaires ne traduisent pas davan-

tage une variabilité sous certaines influences ⁽¹⁾, variabilité limitée entre deux extrêmes qui marqueraient les bornes de l'« espèce » considérée ; en fait, ces états intermédiaires tirent leur origine de variations divergentes, se produisant aux dépens d'organismes semblables ; ils ne se dégagent pas les uns des autres par une sorte d'évolution lente et rectiligne ; chacun d'eux est autonome et dérive directement de la souche commune ; nous ne les mettons en série qu'en les disposant les uns à la suite des autres d'une manière tout à fait arbitraire.

Parmi ces états, quelques-uns, sinon tous, peuvent être parfaitement stables et devenir héréditaires, comme cela paraît se produire pour les *Helix*, si l'on en juge par le résultat des élevages de A. LANG ⁽¹⁾, et pour les Mouches à ailes courtes de MORGAN. Par suite, même en admettant qu'il n'y ait point entre eux amphimixie et que les accouplements s'effectuent strictement entre individus semblables, les états intermédiaires se perpétueraient et donneraient constamment l'illusion de l'amphimixie. Une telle hypothèse, néanmoins, n'est ni nécessaire ni probable. Les distances qui séparent, en effet, ces divers états, n'ont pas toutes la même valeur et l'affinité sexuelle s'exerçant entre eux, du moins d'une manière relative, l'amphimixie se produit effectivement sur une large échelle ; elle concourt à maintenir les états intermédiaires, à accroître même leur nombre.

En tout cas, ces intermédiaires morphologiques et physiologiques ont une grande importance pour la question de l'espèce ; ils aident à la montrer sous son vrai jour, puisqu'ils mettent en relief la diversité des distances qui séparent les organismes. Quoique l'on fasse, on ne peut parvenir à ranger ces organismes en les plaçant à intervalles égaux qui marqueraient la distance entre les espèces, ni à constituer avec ces espèces des groupes d'égale valeur qui seraient des genres, puis des familles, puis des ordres. Pas davantage, on ne peut,

⁽¹⁾ Il est possible que les états intermédiaires ne puissent vivre dans les climats un peu rudes, car DELCOURT a remarqué leur fragilité relative.

⁽¹⁾ A. LANG. *Ueber die Bastarde von « Helix hortensis » und « H. nemoralis »*, Iéna, 1908.

comme satellites dérivés de chaque espèce, établir des races ou des variétés caractérisées d'une manière fixe. En réalité, d'un organisme à l'autre, la dimension des intervalles n'est jamais comparable, elle change au gré des cas particuliers, indépendamment de tout rapport de ressemblance entre les individus considérés. Cette diversité résulte nécessairement de variations dans des directions nombreuses et d'amplitude inégale.

Tout s'oppose, en conséquence, à ce que nous puissions distinguer des groupements quels qu'ils soient, et nous en sommes réduits à ne considérer que des individus. Seuls, en effet, comme LAMARCK l'avait si clairement pressenti, restent les individus tous dissemblables et à des degrés divers. Mais, objectera-t-on, ces individus s'accouplent et les produits de leurs accouplements suffiraient à créer, au bout d'un temps, des groupes bien distincts, de véritables espèces, suivant la conception de JORDAN et des mendéliens. Parmi ces individus, en effet, quelques-uns, que leur constitution rapproche, s'accouplent ; et les descendants de chacun de ces couples forment, évidemment, des lignées familiales plus ou moins nombreuses. A coup sûr, quand elles débutent, ces lignées sont distinctes les unes des autres. Si elles le demeuraient, elles constitueraient certainement des groupes élémentaires que l'on parviendrait, sans nul doute, à reconnaître grâce à quelque particularité extérieure ⁽¹⁾. En fait, les relations mutuelles de ces lignées et leur comportement sont autrement complexes et dépendent de leurs propriétés physiologiques. Les unes subissent l'isolement géographique qui met obstacle aux croisements, les autres ont des affinités sexuelles limitées qui entraînent l'amixie, d'autres enfin s'allient avec des lignées physiologiquement voisines. Dans cette dernière occurrence, d'ailleurs, les possibilités d'alliance varient, nous l'avons vu, aussi bien que leur étendue, en fonction de circonstances multiples et assez mal définies, mais qui dépendent, en dernière analyse, et des influences extérieures et des variations survenues dans l'état constitutionnel des individus. Par conséquent, les distances qui séparent les états constitutionnels se modifient à

(1) Les organismes qui se reproduisent par autofécondation, ou par voie agame, constituent effectivement des lignées de ce genre ; ce n'est qu'un cas particulier qui ne change rien à la question, d'autant plus que la variation n'est pas exclue.

tout instant, à tout instant de nouvelles lignées s'établissent qui se comportent, à leur tour, comme se sont comportées les précédentes et, sans cesse, le phénomène se renouvelle.

Par suite, si à un moment donné, nous essayons de répartir les organismes en catégories distinctes, nous pourrions certainement mettre à part des lignées autonomes, bien différentes de toutes les autres, mais nous ne parviendrons à ce résultat que dans un nombre limité de cas. Le plus souvent, l'établissement de coupures correspondant à une réalité objective demeure tout à fait impossible, tant au point de vue morphologique qu'au point de vue physiologique.

Nous voilà donc encore bien loin de la conception mendélienne des génotypes ; elle suppose un organisme composé de facteurs stables ou qui ne varient que par degrés de même valeur. Confrontée avec les faits, cette conception nous apparaît une fois de plus comme entièrement verbale et, partant, comme tout à fait vaine, tout à fait incapable de servir de guide dans les recherches biologiques. La constitution des organismes n'a pas cette rigidité, et ses variations se plient à une infinité de circonstances, par la « quantité » aussi bien que par la « qualité ».

Nous faudra-t-il, dès lors, renoncer à grouper et à classer les organismes vivants ? Non certes, nous avons besoin d'une systématique, d'un catalogue des êtres, et d'un catalogue tenu à jour suivant un ordre logique, négligeant les individus isolés ou partiels. C'est la base même de toute recherche, puisque c'est le langage de la Biologie. Or, la morphologie seule permet de faire cette systématique d'une manière commode et pratique ; seule elle donne le moyen de désigner clairement les objets dont on parle. Faisons donc un catalogue des formes extérieures, mais en ne perdant pas de vue qu'elles ne fournissent que des indications très superficielles, qu'elles ne conduisent nullement à séparer des catégories d'égale valeur, parce que là diversité la plus grande règne, à cet égard, parmi les organismes ; parce que nos sens ne savent pas apprécier la concordance des dispositions anatomiques et des propriétés physiologiques. Notre langage désigne donc des groupes purement conventionnels ; ce que nous appelons genre, espèce, race, n'existe pas en soi ; ce sont des cadres construits de toutes piè-

ces et rien ne nous autorise à concevoir une relation nécessaire entre ces cadres et les individus qu'ils réunissent. Nous les créons indépendamment de tous les faits d'hérédité et de variation; et dès lors, au moment d'entreprendre une recherche quelconque, c'est à ce double point de vue que nous devons au préalable examiner les organismes dont nous nous servons.

CHAPITRE VIII

CONCLUSIONS

Ainsi, cette étude de l'hérédité et de la variation faite à tous les points de vue auxquels il convient de se placer, nous ramène constamment à l'interaction du complexe organisme $\times$ milieu. Seule cette interaction permet de comprendre les processus de similitude et de continuité. L'examen des diverses générations issues d'un couple initial ou, simplement, des portées successives d'un même couple, montre que la similitude n'est jamais l'identité. Parfois, les différences s'accusent avec une netteté suffisante pour indiquer que les conditions dans lesquelles se développent les générations ou les portées successives changent constamment. Certes, nous pouvions le penser *a priori*, mais nous pouvions penser aussi que les changements sont trop insensibles, à l'ordinaire, pour exercer sur les individus une action marquée. Les faits acquis ne laissent place à aucune incertitude ; ils soulignent l'importance de ces changements, ils les montrent modifiant les produits de la fécondation en accentuant l'hétérogénéité des gamètes. En certaines circonstances, et pour certains organismes, les variations résultant de ces changements incessants sont constamment perceptibles. La panachure du pelage, par exemple, n'est presque jamais comparable à elle-même d'une génération à l'autre, voire d'un individu à l'autre dans une même portée ; ses variations ne sont pas de simples oscillations individuelles, ce sont des variations durables, donnant prise à la sélection. Au moyen d'accouplements soigneusement dirigés, on obtient des descendants de plus en plus blancs ou de plus en plus pigmentés. Or, la sélection n'exerce aucune action, par elle-même elle ne modifie pas la panachure, comme l'ont fort bien remarqué plusieurs auteurs, CASTLE notamment ; elle ne détermine pas les variations, elle

isole simplement des variations préexistantes. Celles-ci tirent nécessairement leur origine des influences diverses qui portent directement sur les gamètes, sur l'œuf ou sur l'individu en voie de développement. L'interaction continue du complexe ressort d'ailleurs, en bien d'autres circonstances, et il n'est pas jusqu'au mode de continuité héréditaire qui n'en extériorise les effets. Suivant une locution devenue courante, on dit, en parlant d'un organisme déterminé, qu'il « suit » ou ne « suit » pas le mode *Zea* ou le mode *Pisum* ou le mode en *Série-continue*. Cela signifie que le résultat du croisement de cet organisme avec tel ou tel autre donne ou ne donne pas lieu aux processus de dominance et de ségrégation. Mais cette manière de parler est visiblement incorrecte ; il faut dire que l'organisme considéré se comporte suivant tel Mode dans telles conditions. Les variations de température et d'humidité ont procuré à TOWER des résultats remarquables dans ce sens avec les *Leptinotarsa* ; et si je n'ai pu préciser les conditions, je n'en ai pas moins constaté, pour ma part, des résultats entièrement analogues avec les accouplements de Souris noires et grises. De tels changements impliquent, du reste, en tout état de cause, des influences intercurrentes, car l'organisme ne change pas si rien ne l'y conduit.

Et d'ailleurs, pour s'en tenir à lui, le simple processus de dominance, n'est-il pas susceptible d'être complètement modifié par l'action du milieu, ainsi que le prouvent les expériences de TENNENT ? rien, mieux que l'hétérogénéité des gamètes, ne montre à quel point l'effet de leur action réciproque dépend étroitement, leur constitution respective étant donnée, des conditions extérieures.

Comment, dès lors, chercher à opposer deux modes héréditaires distincts, l'alternatif et l'intermédiaire, et pourquoi s'opiniâtrer à supprimer le second en ramenant, contre l'évidence, tous les faits au premier ? Comment persister à imaginer des « caractères » ou leurs « facteurs », manifestant toujours et quand même des propriétés invariables, se comportant en toute circonstance de manière identique ? Certes, les mendéliens, sous la poussée des faits, ont dû multiplier les hypothèses et attribuer à l'unique propriété de chaque facteur une étonnante souplesse. Sa dominance aurait un potentiel variable, il ne domi-

nerait qu'en conjonction avec un autre facteur ou en l'absence de tel autre, il ne serait qu'une minuscule unité au milieu de cent autres pareilles à lui, et l'apparence extérieure dépendrait du nombre de ces facteurs multiples et identiques qui entrent en jeu. WEISMANN, initiateur de ce système compliqué, n'avait-il pas même imaginé un déterminant d'« ovaire rudimentaire » pour expliquer certaines variations qui exigeaient, de sa part, le renoncement à des idées trop absolues ? Mais ces conceptions masquent à peine un véritable acte de foi, processus mental complètement étranger au domaine scientifique : partant de dogmes tirés de l'interprétation des expériences de MENDEL, les mendéliens entendent maintenir, ne serait-ce que dans les mots, et l'hypothèse des facteurs et celle de la pureté des gamètes qui en est la conséquence. Il leur suffit pour cela, croient-ils, d'ajouter aux hypothèses principales un nombre toujours croissant d'hypothèses secondaires. en laissant de côté, — en niant même au besoin — l'intervention des influences externes. Et pourtant, — ne l'ai-je pas montré ? — leurs hypothèses mêmes impliquent ces influences. D'où viendrait le changement de potentiel d'un facteur ? en vertu de quelle force les facteurs de « dilution » ou d'« intensité » régleraient-ils leur action ? A moins de tomber dans l'hypothèse suprême d'un organisme doué d'un automatisme interne, pour lequel le milieu ne serait qu'un simple excitant, il faut bien se résoudre à penser qu'entre l'organisme et le milieu s'effectuent des échanges permanents qui se traduisent par des variations diverses. Celles de l'organisme nous frappent seules ; celles du milieu n'en existent pas moins, de sorte que de l'interaction résultent d'incessantes variations du complexe.

Et nulle hypothèse n'est valable si elle ne part de cette indiscutable donnée : un animal ni une plante ne suivent pas un Mode héréditaire plutôt qu'un autre d'une manière absolue, ils suivent tel ou tel Mode au gré des conditions dans lesquelles ils se trouvent ; — une disposition morphologique n'en domine pas une autre en toute occasion, le résultat de l'interaction des sarcodes dépend de l'interaction générale de ces sarcodes avec l'extérieur. Quant à ces sarcodes eux-mêmes, ce qui les constitue, ce ne sont ni des « facteurs » ni des « caractères », ce sont des substances multiples et complexes, associées en un tout cohérent,

chacune se comportant dans le tout en fonction de l'ensemble des autres, variant ou ne variant pas suivant qu'un changement survient ou ne survient pas dans cet ensemble. Les gamètes des diverses espèces renferment évidemment des substances analogues; mais ils en renferment aussi de différentes : le nombre de celles-ci exprime l'hétérogénéité. Que ces substances restent matériellement indépendantes les unes des autres, que les unes se multiplient ou diminuent plus que les autres, ou qu'elles se fusionnent en proportions variées, que l'équilibre physico-chimique de l'ensemble subisse des modifications, c'est ce dont nous ne pouvons douter, en raison même des faits morphologiques que je me suis efforcé de mettre en évidence. Et dès lors, s'attarder à discuter la « pureté des gamètes », à ériger en « loi » ce phénomène hypothétique, nous semble singulièrement oiseux. Parfois, assurément, souvent même si l'on veut, les résultats des fécondations donnent l'impression d'une ségrégation parfaite relativement à une disposition morphologique considérée; mais parfois aussi, ces résultats donnent l'impression d'un mélange et d'un mélange tout à fait stable; la pureté des gamètes » dépend, elle aussi, de l'interaction de l'organisme avec le milieu, elle n'est pas une « loi », elle est un processus soumis aux contingences extérieures.

Quel que soit donc le phénomène héréditaire que nous examinions nous aboutissons à la même conclusion. Les biologistes actuels insistent beaucoup, en particulier, sur la constance des processus du développement, et en arrivent à admettre une sorte de préformation qu'ils nomment prédétermination. Les apparences, nous l'avons vu, expliquent effectivement pareille interprétation, car tout se passe, dans les conditions habituelles, comme si l'œuf renfermait des « localisations germinales ». Toutefois, on s'explique mal que des biologistes avertis soient dupes de cette pure apparence. Elle ne peut faire illusion que si l'on oublie la nature des rapports de l'œuf avec le milieu dans lequel il se développe, si l'on n'a pas toujours présente à l'esprit l'idée, découlant des faits, que le développement est fonction d'un milieu déterminé et s'effectue d'une certaine manière dans certaines conditions. Tant que les conditions habituelles persistent ou ne varient que d'une façon très légère, le développement s'effectue de la même manière; il n'y a aucune rai-

son pour qu'il change. S'il changeait en dehors d'une modification du milieu, on devrait alors, mais seulement alors, invoquer l'influence d'une force interne, et obligatoirement admettre un véritable indéterminisme. En réalité, dans un milieu constant, le comportement d'œufs de même constitution demeure constamment comparable à lui-même. Les diverses substances plastiques associées forment un tout physiologique qui a ses propriétés spéciales, et les manifeste en effectuant avec le milieu des échanges de nature déterminée aboutissant à une traduction morphologique corrélative. Cette traduction ne varie que lorsque les échanges varient. Les expériences d'ovotomie en fournissent la preuve, puisque avec des œufs de même constitution ou de constitution très analogue on obtient des embryons partiels ou des embryons entiers, suivant la position relative des blastomères, c'est-à-dire suivant leurs conditions d'échange.

Ces résultats expérimentaux prouvent que les innombrables substances plastiques qui constituent un sarcode ne sont pas et ne peuvent pas être réparties d'une manière homogène. Différent les unes des autres par leur densité, leur quantité, leurs affinités, elles se répartissent les unes par rapport aux autres en fonction de ces propriétés ; et nous voyons clairement alors, que la façon dont elles se comportent résulte précisément de leur répartition dans l'ensemble, c'est-à-dire de la constitution de cet ensemble, de l'interaction moléculaire qui en découle.

Mais la répartition et, par suite, l'interaction, dépend à son tour d'une série de variables qui mettent en jeu les propriétés diverses des substances. En définitive, la manière dont se comporte un sarcode se trouve indissolublement liée aux conditions extérieures. Celles-ci, assurément, ne créent dans la masse rien qui n'y soit au préalable ; elles n'y ajoutent aucune substance qui ne dérive, par voie de transformation chimique, de celles qui y existent ; mais elles entraînent des transformations diverses, topographiques, physiques, chimiques : ainsi, le produit d'une substance plastique, au cours des processus auxquels elle prend part, est la résultante complexe d'une infinité d'influences qui s'enchaînent d'une manière inextricable. Aucune d'elles ne correspond, en principe, à une localisation

ou à une autre, elle n'y correspond que dans certaines conditions. Les localisations apparentes, les caractères que mettent en relief les études d'embryologie normale ou celles de génétique, ne sont donc pas héréditaires en tant que tels. Ce qui est héréditaire, c'est une constitution donnée, c'est la réunion dans certaines proportions, et réparties d'une certaine manière, de diverses substances plastiques placées dans un milieu déterminé. Le résultat du développement dépend de toutes ces conditions; si elles demeurent toutes comparables à elles-mêmes, rien ne change et ne peut changer; il suffit qu'une seule varie pour que le résultat final en soit affecté; la continuité des organismes persiste, mais la similitude s'efface à des degrés divers.

L'hérédité n'est donc que la persistance d'une constitution sarcodique définie, en fonction des conditions extérieures; l'hérédité porte sur les deux termes du complexe organisme $\times$ milieu. Entre les deux, on ne saurait trop y insister, la liaison est nécessaire et indissoluble. Or, loin d'être constant, le milieu varie d'une manière incessante; par suite, peu ou prou, l'organisme varie sans cesse à son tour. On s'en rend compte très aisément lorsqu'on suit une lignée quelconque, et surtout lorsqu'on suit le même individu dans le cours de son existence. Il ne s'agit pas, bien entendu, des variations cycliques que subit un être à mesure qu'il avance en âge; celles-ci font partie intégrante de son évolution personnelle au même titre que la segmentation et les différenciations ultérieures; il s'agit des variations qui ne sont pas nécessairement liées à cette évolution. On les suit particulièrement bien chez les organismes unicellulaires, c'est-à-dire des organismes relativement simples à divers points de vue, et tout spécialement au point de vue physiologique. METALNIKOV⁽¹⁾ a constaté que les « réflexes » des Protozoaires ne demeurent jamais exactement comparables à eux-mêmes, et il remarque que ce changement constant traduit une incessante variation de l'organisme. Il y a donc toujours continuité, mais il n'y a jamais similitude complète. Nous apercevons alors, maintenant, avec toute la clarté désirable que si la continuité dépend uniquement de

(¹) C. R. de la Soc. biol. 1916.

l'organisme, la similitude dépend de son interaction avec le milieu. A proprement parler, il n'y a donc jamais hérédité au sens complet du mot, puisque l'organisme — individu ou lignée — est en perpétuel changement. Dès lors, nous ne pouvons envisager que la continuité de substance dans des conditions toujours différentes, et l'étude de l'hérédité revient à rechercher la part de la constitution ancestrale dans la genèse d'une constitution actuelle.

Au fond de toutes les variations, la constitution ancestrale se retrouve nécessairement toujours, puisqu'elle conditionne ces variations. Dès les premières phases de la formation d'un organisme embryonnaire quelconque, sa constitution propre, issue de celle de ses parents, se manifeste avec évidence par la forme de la segmentation, aussi bien que par les processus de différenciation, les contours des parties et ceux de la forme générale du corps. Des auteurs récents ⁽¹⁾ ont semblé surpris qu'il en fût ainsi et que les formes caractéristiques d'une « espèce » apparussent d'une façon très précise, avant même les caractères de « genre ». C'est véritablement s'étonner d'un phénomène nécessaire. Il ne s'agit, en effet, ni d'espèce, ni de genre, ni de famille, toutes catégories de pure convention ; il s'agit de constitution physico-chimique. Or, celle d'un organisme quelconque n'est pas celle d'un organisme voisin, celle de la Poule n'est pas celle du Canard ; et si ces deux Oiseaux diffèrent l'un de l'autre, cela dépend précisément de leur constitution, on l'a remarqué depuis longtemps. Il serait tout à fait anormal qu'un Poulet présentât un aspect qui ne dériverait pas directement de cette constitution, en fonction du milieu. Bien sûr, entre un Canard et un Poulet, existent des ressemblances profondes qui dérivent d'une constitution fondamentale analogue dans ses grands traits ; aussi l'analogie ressort-elle dès le début, car dès le début on distingue une ontogenèse d'Oiseau d'une ontogenèse de Mammifère ou de Reptile ; mais, dès le début aussi, l'ontogenèse du Poulet se distingue de celle d'un Canard : au-dessus des traits communs, témoins d'une continuité lointaine, s'aperçoivent les traits différentiels, témoins d'une continuité proche.

(1) VIALLETON. *Scientia*, 1915.

On ne peut arguer de ces faits, comme le voudrait VIALLETON, contre la variation, origine des transformations successives des organismes ; bien au contraire. Par quelque moyen que l'on observe les êtres vivants, c'est l'évolution continue, ce sont des transformations incessantes que l'on observe constamment ; à chacune correspond une constitution propre et chaque constitution conditionne la suivante en fonction du milieu. Ces changements sans fin sont d'ordre physico-chimique ; ils intéressent les substances plastiques qui composent les sarcodes, et les possibilités à cet égard sont infiniment grandes. Tout nous invite à nous dégager de ces conceptions limitées, suivant lesquelles l'organisme ne sortirait pas d'un nombre restreint de variations apparentes, de combinaisons de « facteurs », que permettraient de prévoir des formules rigides. Assurément, quand l'organisme vit dans des conditions pratiquement constantes, il est facile, après quelques essais, d'établir les résultats donnés par les croisements et de « prévoir » alors les résultats de certains autres. Mais la prévision ne porte que sur ce que l'on connaît ; elle n'apporte aucune notion nouvelle sur le mécanisme de l'hérédité ; surtout, elle ne porte jamais sur les variations qui résultent des changements un peu importants des conditions. Les formules ne jouent plus, alors, et deviennent un obstacle sérieux à toute recherche et à tout progrès. Or, l'état actuel de nos connaissances nous autorise à considérer comme infinie l'étendue des variations possibles ; il nous impose, en conséquence, l'obligation de nous dégager de conceptions étroites et stériles. Sans doute, c'est une tentation puissante que d'atteindre une extrême précision. Nous devons y tendre et y tendre constamment. Mais pour y parvenir, il faut, au préalable, tenir compte de toutes les données. En les étalant devant nous, à cette heure, nous acquérons aussitôt la certitude qu'elles ne nous permettent pas d'entrer dans le détail des phénomènes biologiques et spécialement des phénomènes héréditaires.

Ne soyons donc pas déçus si, en développant une théorie physiologique de l'hérédité et de la variation nous aboutissons à des résultats beaucoup moins précis, en apparence, que ceux auxquels prétendent parvenir les néo-mendéliens : cette imprécision exprime l'état véritable de nos connaissances, elle est un

gain; en montrant les déficits, elle ouvre la porte à toutes les recherches, à toutes les hypothèses qu'une fausse précision stérilise par avance, nous donnent l'illusion d'une œuvre achevée, d'un problème résolu. Notons au jour le jour les acquisitions positives, établissons les théories générales que ces acquisitions autorisent, mais demeurons au contact des faits; là est la condition nécessaire et suffisante du progrès.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION

CHAPITRE PREMIER. — LE MATÉRIEL ET LA METHODE p. 4
Provenance des Souris; essais préalables. Boîtes d'élevage et soins journaliers.

Résultats généraux : rôle de l'« exception ». L'étude de l'hérédité implique celle de la variation; la recherche du déterminisme et les théories néo-mendéliennes.

CHAPITRE II. — LES THÉORIES DE L'HÉRÉDITÉ p. 8

L'hérédité, étude morphologique. Aspect extérieur et procédé graphique. L'hérédité suivant Prosper Lucas, B. A. Morel; la variation, propriété de l'hérédité; l'hérédité, force interne. Les vues de Darwin et l'insuffisance des faits expérimentaux. Hybrides d'espèces et de variétés. Le « retour au type »; l'« atavisme ». Recherches de Paul Broca; les Léporides. « Caractères » limités à un sexe; hérédité gynéphore. La Pangenèse et les particules représentatives. Naudin et Mendel; le conflit des « essences spécifiques » et les « proportions définies »; la diversité des éléments sexuels d'un hybride. Les idées contemporaines; l'organisme, assemblage de facteurs; les variations suivant de Vries, W. Roux, L. Plate.

CHAPITRE III. — L'ANALYSE FACTORIELLE DE L'ORGANISME p. 23

La ségrégation, fait essentiel de l'hérédité. Les proportions numériques; le Mode *Pisum*; le Mode *Zea*; le Mode en *Série-continue*; les intermédiaires stables; les modes composites. Les unités héréditaires. Théorie de Bateson; couples allélomorphes; caractères épistatiques; le *Grundfactor* de Plate; la « reduplication » des facteurs. Théorie de Morgan; enchaînement des facteurs sur les chromosomes; le *crossing-over*. La nature des facteurs. Théorie des facteurs multiples.

PREMIÈRE PARTIE

EXPOSÉ CRITIQUE DE FAITS

CHAPITRE PREMIER. — DONNÉES SUR L'HÉRÉDITÉ CHEZ LES RONGEURS.
— Les diverses variétés de Souris; leurs formules héréditaires. Les autres Rongeurs p. 43.

CHAPITRE II. — LA PANACHURE ET LES INTERMÉDIAIRES. p. 49

1. Les Souris jaune gris. — L'apparition d'une teinte intermédiaire stable en F_2 ; sa genèse ; les formules possibles et leur impuissance explicative. p. 50

2. Les Souris gris foncé. — Le Mode *Pisum*, le Mode *Zea* et le Mode en *Série-continue* dans les portées d'un même couple ; les intermédiaires stables et non stables : leur ressemblance morphologique. L'hypothèse des « doses multiples » ; les influences extérieures ; les formes stables ne sont pas des fluctuations extrêmes. Croisement des intermédiaires stables. p. 55

3. La panachure. — Analogie de la panachure et des formes précédentes. Mode d'apparition dans les croisements *gris* $\times$ *blanc*. La localisation et l'hérédité ; tache ventrale et dépigmentation caudale. Mécanisme morphologique suivant divers généticiens. Le point de vue physiologique ; le changement des conditions extérieures et la variation des systèmes d'échange. p. 62

4. Conclusion générale sur les intermédiaires. — L'interaction de l'organisme et du milieu ; formes intermédiaires et formes transitionnelles. p. 73

CHAPITRE III. — L'UNIFORMITÉ ET LA DOMINANCE p. 75

1. Les races physiologiques de *Mus musculus*. — Les Souris de la lignée C dans divers croisements ; apparition de jaune foncé en F_1 ; dominance incomplète. Résultats analogues obtenus par divers généticiens. La raison du processus ; la zygotaxie ; cas des Cistes ; cas particulier du mode en *Série-continue*. p. 75

2. Production de dominants par des récessifs. — Les Souris « luxées » ; conditions de leur apparition ; récessivité de l'anomalie ; Souris normales issues de luxées ; anomalie unilatérale. Hypothèses factorielles sur l'origine des luxées ; hypothèses sur la production des normales. L'interaction des gamètes en fonction du milieu p. 84

3. Les souris blanchissantes et la dominance transitoire. — Observations de A. GIARD sur les croisements *Chardonneret* $\times$ *Serin*. Variation de la coloration des Souris p. 97

CHAPITRE IV. — LA DOMINANCE ET L'HÉRÉDITÉ POLYMORPHE. p. 100

1. La dépigmentation caudale. — Mode d'apparition ; longueur du segment dépigmenté. Comportement héréditaire ; récessivité relative ; dominants issus de récessifs. C'est une constitution dimorphe. p. 100

2. Les souris hyperdactyles. — L'hérédité chez divers animaux hyperdactyles. Les Souris hyperdactyles viennent de Souris luxées ; l'ostéogénèse anormale est une caractéristique fondamentale : états constitutionnels successifs et concomitants ; état général polymorphe p. 109

3. Le polymorphisme héréditaire en général ; la dégénérescence ; les diathèses. Le polymorphisme, processus général. p. 113

CHAPITRE V. — LES SOURIS JAUNES ET « L'IMPURETÉ DES GAMÈTES ». p. 118

— La disjonction permanente ; la fertilisation sélective ; la mort des zygotes « jaunes » ; la « contamination » des gamètes p. 118

CHAPITRE VI. — L'HÉRÉDITÉ INDIRECTE p. 124

1. La télégonie. — Les assertions de DARWIN ; les « races pures » et

les causes d'erreur dans les recherches sur la télégonie. Expériences de COSSAR-EWART, de FALTZ-FEIN et IVANOV, de FAELLI ; observations de COUSIN. Recherches sur les Rongeurs de BOND et Mlle BARTHELET. Expériences personnelles. La télégonie est un phénomène imaginaire. Le sang ne renferme pas les « caractères » de l'organisme. Effet des gestations successives. p. 124

2. La greffe et l'hybridation asexuelle. — Xénie héréditaire et télégonie ; influence du sujet sur le greffon ; expériences de Lucien DANIEL et faits analogues. Critique expérimentale de GRIFFON ; le sujet est un « milieu » quelconque. p. 140

DEUXIÈME PARTIE

INTERPRÉTATION GÉNÉRALE

CHAPITRE PREMIER. — LES THÉORIES ET LES FAITS p. 147

La conception weismannienne de l'organisme.

1. Théories de Bateson et de Morgan. — Insuffisance de l'une ; inexistence de l'autre : la caryocinèse ne concorde pas avec le *crossing-over*. p. 148

2. Les « facteurs » multiples. — Les changements de mode dans un même couple ; l'erreur de raisonnement ; identité de la « contamination » et des facteurs multiples p. 154

3. L'hypothèse fondamentale des facteurs héréditaires. — Les origines de l'hypothèse ; DARWIN et WEISMANN. Nature des facteurs, leurs rapports avec le sarcode ; propriétés attribuées aux facteurs. Hypothèse factorielle et théorie atomique. Les facteurs sont une conception verbale ; facteurs d'arrêt, facteurs d'intensité ; exemples divers. p. 158

CHAPITRE II. — LES « PROPRIÉTÉS HÉRÉDITAIRES » ET LA SUBSTANCE VIVANTE p. 171

1. Le substrat de l'hérédité. — Le substrat matériel. Sarcode et noyau ; leur interdépendance et ses conséquences. Les substances plastiques, parties d'un tout ; les propriétés en fonction de l'ensemble. p. 171

2. Les localisations cellulaires. — La répartition des substances plastiques et la segmentation ; développement de l'œuf dans des conditions anormales ; les extraovats de LÆB et JANSSENS. Les parties d'un organisme dérivent d'un processus d'ensemble p. 178

CHAPITRE III. — THÉORIE PHYSIOLOGIQUE DE L'HÉRÉDITÉ p. 183

1. L'interaction des gamètes. — Les fécondations hétérogènes ; destruction totale ou partielle de l'un des gamètes ou des deux gamètes. Croisements réciproques. Influence du milieu. Généralisation de ces résultats : de la destruction à la simple inactivité physiologique. Différences entre les substances plastiques. Toute fécondation est hétérogène. p. 183

2. Dominance et ségrégation. — Importance méconnue du processus de dominance ; la première génération conditionne les suivantes. Les divers aspects de la première génération p. 189

3. Mécanisme de l'hérédité.

A. *Le point de vue morphologique.* — a) Dominance proprement dite et b) absence de dominance, modalités extrêmes d'un même processus ; modalités intermédiaires ; le mode en *Série-continue* ; les croisements réciproques ; la deuxième génération ; la ségrégation ; les formes intermédiaires p. 194

B. *Le point de vue cyto-physiologique.* — Le rôle des substances plastiques ; leur action n'est pas élective. L'interaction des gamètes et la formation de nouveaux complexes ; répartition des substances plastiques en F_2 . Relation des « caractères » et des substances plastiques ; ces substances sont homéomères ; mécanisme du « mélange » morphologique. p. 204

3. **Les corrélations.** — Dominance transitoire ; dépendance des « caractères » ; les « facteurs » de l'ontogenèse et son déterminisme vrai ; les corrélations embryonnaires ; interdépendance complexe des ébauchés. Importance de la constitution initiale de l'œuf. p. 211

4. **Le sexe et l'hérédité.** — Le sexe et la théorie des facteurs ; hypothèses contraires expliquant les mêmes faits. Les différentes modalités du métabolisme anabolique. La sexualité, état constitutionnel ; son déterminisme, fonction des influences externes ; signification des chromosomes sexuels ; les caractères liés au sexe ; le cercle vicieux. Le point de vue physiologique et l'interaction des complexes. Il n'y a pas « d'hérédité » du sexe. p. 219

CHAPITRE IV. — CROISEMENT ET VARIATION p. 237

Les « combinaisons » de caractères, origine des espèces. Le descendant doit être comparé à ses deux ascendants ; il n'y a pas de variation ; le « déclenchement » de caractères et les prétendues « mutations » de DE VRIES ; leur signification véritable. Agent et action. Influence du milieu et l'interaction des gamètes ; la période « sensible » ; la pérennité des variations par amphimixie.

CHAPITRE V. — L'HÉRÉDITÉ DES « CARACTÈRES » ACQUIS p. 249

Le sens de la locution « caractère acquis ». Le principe lamarckien du déterminisme biologique ; l'organisme et le milieu ; les généticiens modernes et l'influence du milieu. Signification des variations individuelles. Exemples divers de « caractères acquis ». Différences dans la durabilité. Point d'application de l'action déterminante ; soma et germe ; l'induction parallèle. « Constitution acquise » et non « caractère acquis » ; la transplantation d'ovaires et la greffe végétale ; durabilité et organisme jeune. L'action directe sur les gamètes.

CHAPITRE VI. — MÉCANISME ET LIMITES DE LA VARIATION p. 269

De la variation durable à la fluctuation ; similitude apparente ; mécanisme physico-chimique. La variation a-t-elle des limites ? opinion de COPE ; possibilités éthologiques et variabilité. La prétendue toute-puissance de l'éducation ; l'importance de la constitution. Continuité et discontinuité.

CHAPITRE VII. — L'ESPÈCE. p. 279

Conception néo-mendélienne de l'espèce ; les cultures de JORDAN. Origine de l'idée d'espèce ; avènement de l'idée transformiste.

1. **Le point de vue morphologique.** — La subordination des caractères ; les « éléments de structure » ; l'appréciation personnelle ; les caractères morphologiques sont inconstants et interchangeables. p. 282

2. Le point de vue physiologique. — Rapports morphologiques en fonction des rapports physiologiques; la fécondité des croisements; théorie de COUTAGNE; le discord entre l'appréciation de la valeur des formes et celle des fonctions; interprétation des résultats expérimentaux; le critère de la stérilité immédiate, point de vue mendélien, et ses incohérences expérimentales.	p. 286
3. Signification biologique de l'espèce. — Les différences constitutionnelles; l'amixie physiologique des Notonectes, travaux de DELCOURT; variations des états constitutionnels. Les organismes ne sont pas séparés par des intervalles égaux. Il y a des individus, tous dissemblables; verbalisme de la conception mendélienne	p. 292
CHAPITRE VIII. — CONCLUSIONS	p. 300

CYCLE ÉVOLUTIF DE QUELQUES CESTODES

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

SUPPLÉMENTS
au BULLETIN BIOLOGIQUE DE FRANCE ET DE BELGIQUE

SUPPLÉMENT II

CYCLE ÉVOLUTIF
DE QUELQUES CESTODES
RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

PAR

CH. JOYEUX

CHEF DES TRAVAUX DE PARASITOLOGIE A LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

PARIS

Laboratoire d'Evolution des Êtres organisés, 3 rue d'Ulm
Léon LHOMME, 3 rue Corneille

1920

570.5
B2L
sup.
v.2

AVANT-PROPOS

1859
M. E. W. 621

Ce travail, fait au laboratoire de Parasitologie de la^{re} Faculté de Médecine, a été entrepris sur les conseils de mon regretté maître, le Professeur Raphaël BLANCHARD. Il contient la relation de quelques recherches sur le cycle évolutif de Cestodes communs. Mes études auraient été plus complètes et mieux suivies si je n'avais été contraint de les abandonner plusieurs fois ou de les poursuivre dans des conditions précaires, en raison des événements de ces dernières années. J'ai dû, en outre, réduire au strict minimum le nombre des figures, à cause de l'énorme majoration des prix d'édition.

Le premier chapitre est une mise au point de la classification et de la biologie des Téniiidés appartenant aux groupes étudiés dans la suite. Dans le chapitre II est exposée la technique suivie. Le chapitre III contient l'histoire de *Dipylidium caninum* (L.), le chapitre IV, celle d'*Hymenolepis diminuta* (Rud.). Au chapitre V sont étudiés parallèlement *Hymenolepis nana* (V. Sieb.) de l'Homme et *Hymenolepis fraterna* Stiles (syn. *T. murina* Duj.) des Rongeurs. Enfin, dans le dernier chapitre, j'indique les résultats de quelques expériences préliminaires sur d'autres Cestodes.

Je suis heureux de pouvoir adresser l'hommage de ma vive gratitude à M. le Professeur BRUMPT, qui, après m'avoir appelé au laboratoire de Parasitologie, n'a cessé de s'intéresser à mes recherches, ainsi qu'à mon collègue, le Dr LANGERON, qui m'a si souvent aidé de ses précieux conseils. J'ai eu souvent recours à la haute compétence helminthologique de M. le Professeur A. RAILLIET, de l'école vétérinaire d'Alfort, et lui exprime toute ma respectueuse reconnaissance. M. le Dr Ed. SERGENT, Directeur de l'Institut Pasteur d'Algérie, et M. le Dr H. FOLEY, Directeur du laboratoire saharien de Beni-Ounif, m'ont offert

l'hospitalité la plus cordiale, je les en remercie très sincèrement. Enfin, mes recherches ont été grandement facilitées par un grand nombre d'amis et de collègues qui ont bien voulu prendre la peine de me récolter le matériel nécessaire.

M. le Professeur Y. DELAGE m'a fait l'honneur d'accepter la présidence de cette thèse ; j'en suis profondément touché et garde le meilleur souvenir de tous mes maîtres de la Sorbonne.

Paris, le 8 février 1920.

CHAPITRE PREMIER

« DIPYLIDIUM », « HYMENOLEPIS » ET GENRES VOISINS

ARTICLE PREMIER

Systematique du groupe

Envisageons d'abord les caractères de ces parasites en même temps que leur place dans les diverses classifications ; nous examinerons ensuite ce qu'on sait de leur cycle évolutif, ce qui nous conduira à étudier les formes larvaires de ce groupe.

GENRE *Dipylidium* LEUCKART, 1863

L'espèce type était connue de LINNÉ qui la désigne sous le nom de *Tænia canina* (1758), c'est LEUCKART, en 1863, qui créa le genre *Dipylidium*, dont le nom rappelle la dualité des pores génitaux dans chaque anneau (δύς, double ; πολύς, petite porte, ouverture). Il en donne une courte diagnose, plus complète dans la deuxième édition de son ouvrage (1886). DIAMARE (1893), dans un important mémoire, précise ses caractères ; il montre que le genre *Dipylidium* forme un groupe de Cestodes bien homogène, à plusieurs rangées de crochets au rostre et à pores génitaux doubles. Il compte quatre espèces certaines et deux douteuses.

R. BLANCHARD (1907) reprend plus tard cette étude et donne la description suivante de *Dipylidium* : « Taille moyenne ou petite. Tête pourvue d'un rostre rétractile, armé de plusieurs couronnes de crochets ayant la forme d'aiguillons de rosier, le

manche et la garde étant réduits à une base plus ou moins discoïde, sauf certains cas exceptionnels (*D. Trinchesei*) ; parfois aussi, des crochets existent sur la tête, autrement dit sur la paroi externe et dans le fond de l'infundibulum céphalique (*D. echinorhynchoïdes*). Ventouses inermes. Chaque anneau renferme deux appareils reproducteurs, disposés de part et d'autre de la ligne médiane, constitués chacun sur le même plan général que chez les *Tœnia* et aboutissant chacun à un sinus génital latéral.

Testicules très nombreux, compris surtout dans le champ médian ; chacun d'eux, dans les anneaux un peu avancés, est logé dans une sorte d'alvéole, qui donne à l'anneau un aspect très spécial. Spermiductes très grêles, aboutissant au canal déférent sans interposition de réservoir spermatique. Canal déférent parcourant un trajet très bref, mais formant sur lui-même un très grand nombre de circonvolutions. Poche du cirre de dimension variable. Vagin situé en arrière du canal déférent, mais s'ouvrant soit au-dessus de la poche du cirre (*D. caninum*, *D. echinorhynchoïdes*), soit au même niveau que celle-ci (*D. Pasqualei*), soit au dessus (*D. Trinchesei*). A son extrémité interne, le vagin se dilate en un *receptaculum seminis* (*D. Pasqualei*, *D. Trinchesei*, *D. echinorhynchoïdes*) ; d'autres fois, un tel réservoir fait défaut (*D. caninum*) ; il est alors remplacé par une dilatation de l'oviducte appelée par Diamare *chambre fécondatrice* ou réservoir commun aux produits des deux sexes.

Un ovaire bilobé dans chaque appareil génital ; les deux lobes sont compacts (*D. Trinchesei*) ou ramifiés (*D. caninum*). Vitellogène compact, arrondi, situé en arrière de l'ovaire. L'utérus se forme sous l'aspect d'un réseau de cellules formatrices dont les mailles entourent les vésicules testiculaires. Ce réseau se laisse pénétrer par les œufs sortant de l'oviducte et se creuse ainsi progressivement en canal. A ce moment-là, les testicules sont en voie de résorption ; ils laissent des lacunes dans lesquelles les œufs viennent s'accumuler. Puis les parties du canal utérin interposées à ces amas ovulaires se rétrécissent et s'étranglent ; l'utérus se transforme alors en un grand nombre de capsules indépendantes les unes des autres et renfermant, suivant les espèces, soit un seul œuf soit plusieurs œufs.

L'utérus est la seule partie de tout l'organe reproducteur qui soit commune aux deux appareils génitaux.

OEufs à double coque transparente, agglutinés par une sorte de ciment qui résulte d'une sécrétion de la capsule utérine. La larve est un Cysticercoïde du type *Cryptocytis* Villot. Elle vit soit dans la cavité générale de certains Insectes (*D. caninum*), soit enkystée dans la paroi intestinale de certains Ophidiens (*D. Trinchesei*) ». R. BLANCHARD signale douze espèces :

D. caninum (Linné, 1758).

D. genettae (P. Gervais, 1847) = *Halysis genettae* P. Gervais, 1847 ; espèce douteuse.

D. echinorhynchoïdes Sonsino, 1889, espèce douteuse.

D. Trinchesei Diamare, 1892 = *D. Trinchesei* Diamare, 1892.

D. Pasqualei Diamare, 1893, probablement identique à *D. echinorhynchoïdes*.

D. Gervaisi Setti, 1895.

D. Chyseri Von Ratz, 1897.

D. triseriale Lühe, 1898.

D. monoophorum Lühe, 1898.

D. Orleyi Von Ratz, 1900.

D. sexocoronatum Von Ratz, 1900.

D. Monticelli Diamare, 1893, espèce nominale.

Il faut y ajouter, décrits plus récemment :

D. congolense Beddard, 1913 [1913].

D. zschokkei Hungerbühler, 1910 [1910].

D. avicola Fuhrmann, 1906 [1906].

D. columbae Fuhrmann, 1908 [1908].

Ces deux derniers sont parasites des Oiseaux ; *D. avicola* a été décrit chez un Vautour de l'Afrique du sud : *Gyps Kobb* (Daud.), *D. columbae*, d'après un échantillon abîmé, provenant d'un pigeon : *Columba sp.* d'Egypte. A ces deux exceptions près, ce sont des parasites de Carnivores, dont le nombre augmente à mesure que la parasitologie exotique est mieux connue. J'ai moi-même observé, chez une panthère (*Felis pardus* L.) tuée à la chasse dans le cercle de Kankan (Haute-Guinée française) des fragments de Cestode que je crois pouvoir rapporter à ce genre, ils étaient malheureusement trop abîmés pour permettre une détermination précise. L'espèce de beau-

coup la plus commune est *D. caninum* que nous étudierons dans un chapitre suivant.

GENRE *Hymenolepis* WEILAND, 1858

Son histoire est beaucoup plus compliquée. Le genre *Hymenolepis* (ὑμήν membrane et λεπίς écaille, allusion à la minceur des enveloppes de l'œuf) fut créé par WEILAND (1858), à propos d'une nouvelle classification des Tænioïdes que l'auteur propose de diviser en deux groupes : *Sclerolepidota* et *Malacolepidota*. Le premier comprend cinq genres, dont *Diplacanthus* n. g., espèce type : *Taenia nana* Von Siebold, 1852 ; le second ne comprend que trois genres, dont *Hymenolepis* n. g. divisé lui-même en deux sous-genres *Lepidotrias* n. s.-g, espèce type : *Taenia murina* Dujardin, 1845 (nec Gmelin, 1790) et *Dilepis* n. s.-g., espèce type : *Taenia angulata* Rudolphi, 1808. Ils comprennent surtout des parasites de Mammifères et d'Oiseaux insectivores. Cette classification n'offre plus qu'un intérêt historique ; il est cependant curieux de remarquer que *Taenia nana* et *murina* sont placés dans des groupes différents. Le terme *Diplacanthus* ne pouvait subsister, ayant déjà été employé en 1842 dans la nomenclature zoologique par L. Agassiz pour désigner un Ganoïde fossile. En outre, l'auteur n'a pas indiqué d'espèce type pour le genre *Hymenolepis*. R. BLANCHARD (1891 b) fait une révision de ce groupe et propose *H. murina* Duj. = *nana* Von Siebold. Stiles (1896), sans avoir connaissance du travail de l'auteur français, adopte *H. flavopunctata* Weiland 1858 (= *H. diminuta* Rud. 1819), puis ultérieurement (1903 a) soumet la question à divers zoologistes dont les avis sont partagés. Dans son mémoire, R. BLANCHARD donne du genre *Hymenolepis* la diagnose suivante :

« Corpus minutum, filiforme, Caput parvum, instructum rostre sese in capite retrahendi capace, aut magno unicâque e XXIV-XXX parvis uncinis constante uncinorum coronâ armato, aut exique et inerme. Annuli serrati, brevissimi latique, raro minus CL numero. Porus genitalis marginalis, cujusque annuli sinistro marginè apertus, si p̄o ventrale hoc annuli latus habeas, cui femineus apparatus respondit. Apparatus

masculus e paucis testibus constans, plerumque tribus numero, quorum duo in dextrâ parte annuli, unus in sinistrâ. Annulus permaturus in saccum ovis gravem mutatus. Ovum perlucidum, rotundatum aut oblongum, tribus calycibus ingenti spatio distantibus circumdatum. Calyx internus, in quo oncosphæra inest, pyriforme apparatu carens, monnunquam utroque polo papillam ostendens. Larva Cryptocystis aut Staphylocystis dicta. Migratio inter duas partes corporis unius hospitis, aut plerumque inter duos varios hospites absolvitur, quorum primus seu intermediarius Insectum vel Myriapodum ».

« Corps petit, filiforme, tête petite, pourvue d'un rostre rétractile bien développé et armé d'une simple couronne de 24 à 30 crochets, ou rudimentaire et inerme. Cou long. Anneaux en dents de scie, beaucoup plus larges que longs, en nombre rarement inférieur à 150. Pores sexuels marginaux, percés sur le bord gauche des anneaux, la face ventrale de ceux-ci étant celle qu'occupe l'appareil génital femelle. Appareil mâle formé d'un très petit nombre de testicules, le plus souvent de trois, dont deux dans la moitié droite et un dans la moitié gauche de l'anneau. Anneau mûr transformé en un sac plein d'œufs clairs, arrondis ou oblongs et entourés de trois coques très écartées les unes des autres. La coque interne enserre l'onchosphère et n'a pas d'appareil pyriforme : elle présente parfois un mamelon à chaque pôle. La larve est un *Cryptocystis* ou un *Staphylocystis*. La migration s'accomplit soit entre deux organes d'un hôte unique, soit, le plus souvent, entre deux hôtes différents, l'hôte intermédiaire étant un Insecte ou un Myriapode.

R. BLANCHARD y rattache au moins 14 espèces, qu'il divise en deux groupes :

A. — *Hymenolepis armés.*

Hymenolepis murina (Dujardin, 1845) parasite de Rongeurs.

» *nana* (Von Siebold, 1853) parasite de l'Homme.

» *microstoma* (Dujardin, 1845) parasite de Rongeurs.

» *furcata* (Stieda, 1862) parasite d'Insectivores.

» *uncinata* (Stieda, 1862) parasite d'Insectivores.

- » *scalaris* (Dujardin, 1845) parasite d'Insectivores.
- » *pistillum* (Dujardin, 1845) parasite d'Insectivores.
- » *tiara* (Dujardin, 1845) parasite d'Insectivores.
- » *erinacei* (Gmelin, 1789) parasite d'Insectivores.
- » *bacillaris* (Goeze, 1782) parasite d'Insectivores.
- » *acuta* (Rudolphi, 1819) parasite de Cheirop-
tères.
- » *decipiens* (Diesing, 1850) parasite de Cheirop-
tères.

B. — *Hymenolepis inermes*

- Hymenolepis relictæ* (Zschokke, 1888) parasite de Rongeurs.
- » *diminuta* (Rudolphi, 1819) parasite de Ron-
geurs et de l'Homme.

Un certain nombre de Cestodes voisins, parasites également de petits Mammifères sont probablement, dit l'auteur, des *Hymenolepis*, mais l'absence de description suffisamment complète ne permet pas de les classer définitivement. Quant aux Cestodes d'Oiseaux, R. BLANCHARD n'en conserve que quatre pouvant rentrer dans le genre *Hymenolepis* :

- Tænia serpentulus* (Schrank).
- » *angulata* (Rudolphi).
- » *nasuta* (Rudolphi).
- » *farciminalis* (Batsch).

Tous parasites de Passereaux Insectivores.

Dans son important traité (1895), A. RAILLIET maintient la division de R. BLANCHARD en *Hymenolepis*, armés et inermes et cite, comme espèces pouvant intéresser le médecin et le vétérinaire *H. nana*, *H. murina* et *H. diminuta*. Pour les Cestodes d'Oiseaux se rapprochant de ceux-ci, il a créé les genres *Drepanidotænia* et *Dicranotænia* (1892 a). Le genre *Drepanidotænia* comprend les Ténia-*dés* « pourvus d'une couronne simple de crochets uniformes généralement en petit nombre, à manche beaucoup plus long que la garde, qui est toujours

faible, à lame dirigeant sa pointe en arrière lorsque le rostre se rétracte (δρεπανίς, faux) ».

Huit espèces vivent chez les Oiseaux domestiques.

Drepanidotænia gracilis (Zeder) chez l'Oie et le Canard.

- » *fasciata* (Rudolphi) chez l'Oie.
- » *lanceolata* (Bloch) chez l'Oie et le Canard.
- » *anatina* (Krabbe) chez le Canard.
- » *sinuosa* (Zeder) chez le Canard.
- » *setigera* (Frölich) chez l'Oie et le Cygne.
- » *tenuirostris* (Rudolphi) chez le Canard.
- » *infundibuliformis* (Goeze) chez la Poule.

Le genre *Dicranotænia* est caractérisé « par une couronne simple de crochets uniformes, courts, généralement en petit nombre, à garde égalant ou surpassant le manche en longueur et formant avec la lame une sorte de petite fourche (δίχρανον, fourche) ».

Comme espèces parasitant les Oiseaux domestiques, l'auteur cite :

Dicranotænia coronula (Dujardin) du Canard.

- » *æquabilis* (Rudolphi) du Cygne.
- » *rhomboidea* (Dujardin) du Canard.
- » *cuneata* (V. Linstow) de la Poule.

Les genres *Echinocotyle*, avec l'unique espèce *Echinocotyle Rosseteri* R. Blanchard (1891 a) et *Davainea* R. Blanchard et A. Railliet (1891), se rattachent aux précédents, comme eux parasitent surtout les oiseaux ; leur caractère principal est d'avoir les ventouses armées de crochets. En y ajoutant le genre *Dipylidium* Leuckart (1863), précédemment décrit, A. RAILLIET forme la sous-famille des *Cystoïdotæniae*, qu'il définit : « Corps de moyenne ou petite taille. Tête probablement toujours armée d'une couronne simple, double ou multiple, de petits crochets de forme variable. Pores génitaux alternes, unilatéraux ou opposés. Oeufs à enveloppes multiples mais transparentes, sans coque de bâtonnets. » Cette sous-famille est une subdivision de la famille des Téniaïdés, ordre des Cestodes.

STILES (1896), faisant une révision des Cestodes des Oiseaux domestiques adopte la classification des auteurs français ; toutefois, à l'instigation de A. RAILLIET lui-même, change le nom de la sous-famille des *Cystoïdotæniae* en celui de *Dipylidiinae*. De plus, le *Drepanidotænia infundibuliformis* (Goeze) devient le type d'un nouveau genre, également proposé par A. RAILLIET, le genre *Choanotænia* (χόανον, entonnoir) caractérisé par ses nombreux testicules qui le différencient des *Drepanidotænia*.

L. COHN (1899), remanie ainsi la systématique des Téniaïdés d'Oiseaux : il ressuscite l'ancien genre *Diplacanthus* Weiland, ainsi que les deux sous-genres *Lepidotrias* et *Dilepis* du même auteur, à côté de lui prend place le genre *Choanotænia* et le genre *Amoebotænia* n. gen. Ce dernier genre est ainsi caractérisé : une couronne de crochets, pores génitaux généralement alternes, testicules nombreux. Utérus sacciforme au milieu de l'anneau. Scolex relativement grand, pas de cou, chaîne des anneaux assez courte, 20 anneaux au plus. Les proglottis sont beaucoup plus larges que longs et augmentent rapidement de largeur, ce qui donne à l'animal un aspect conique. Type : *A. Sphenoides* (Rudolphi). Autres espèces : *A. ischnoryncha* (Lühe). Peut-être aussi *T. acanthoryncha* Weldl. Les genres *Drepanidotænia* et *Dicranotænia* de RAILLIET disparaissent donc.

A cette classification, A. RAILLIET objecte très justement (1899) que le genre *Diplacanthus*, avec ses deux subdivisions ne peuvent être acceptés : le premier est tombé en synonymie, comme nous l'avons déjà vu plus haut, les deux autres ont une valeur taxinomique « trop relative pour qu'on ait pu songer à accorder à ce groupe secondaire un emploi glossologique, et, par conséquent, les noms des sous-genres ne peuvent jouir d'aucun droit de priorité ». Le professeur d'Alfort préfère sa classification fondée sur la forme des crochets à celle de l'auteur allemand, fondée sur leur nombre, souvent difficile à apprécier et pas toujours constant. Il s'ensuit que tous les Cestodes classés par Cohn doivent rentrer dans le genre *Hymenolepis*, appelé *Diplacanthus* par cet auteur, en attendant de nouvelles subdivisions.

Dans le *Thier-Reich* de BRONN dont le tome relatif aux Cesto-

des a été rédigé par Braunn (1894-1900), la classification, envisagée au point de vue zoologique pur, est ainsi comprise : l'ordre des *Cyclophyllida* V. Beneden, comprenant la famille des *Tæniidae* Ludwig, est divisé en six sous-familles dont celle des *Dipylidiinae* Railliet, qui contient les genres :

Dipylidium Leuckart.
Cotugnia Diamare.
Oochoristica Lühe.
Panceria Sonsine.
Monopylidium Fuhrman.
Hymenolepis Weiland.
Dilepis Weiland.
Choanotænia Railliet.
Amoebotænia Cohn.
Nematotænia Lühe.

Le genre *Hymenolepis* est subdivisé en *Hymenolepis s. str.* et *Dilepis* Weil. Les Cestodes à ventouses armées, *Davainea* R. Blanchard, *Echinocotyle* R. Blanchard et *Ophryocotyle* Friis, sont rangés dans la sous-famille suivante des *Davaineinae*.

E. PERRIER, dans son *Traité de zoologie* (1897) admet la tribu des *Hymenolepinae* et celles des *Echinocotylinae* (*Davaineinae* de Braun) faisant partie de la famille des *Tæniidae*, ordre des *Tetracestoda*, lequel est caractérisé par « quatre bothridies, sans tentacules spinifères ». Le mot bothridie veut évidemment signifier ventouse, d'autant plus que l'auteur attribue, à la page précédente, des ventouses aux *Bothriocephalidae*. Il maintient les *Hymenolepis*, *Dicranotænia* et *Drepanidotænia*.

Depuis cette époque, un grand nombre d'*Hymenolepis* ont été décrits notamment par CLERC (1906), MOLA (1913), CHOLODKOVSKY (1905), JANICKI (1904), SKTAJABIN (1914), surtout comme parasites d'oiseaux. Déjà auparavant FURMANN (1906 *a*) estimait leur nombre à plus de 122. Dès cette époque, il proposait de démembrer le genre, mais c'est surtout dans un second mémoire (1908 *a*) sur les Cestodes des Oiseaux, qu'il est amené à établir la classification générale de ces groupes. Après d'intéressantes remarques sur les rapports entre les Cestodes d'une

espèce qui sont caractéristiques d'un groupe d'Oiseaux, ce qui permet d'établir un tableau à double entrée suivant qu'on envisage l'hôte ou le parasite ; FURHMANN remanie ainsi la classification de BRAUN. L'ordre des *Cyclophyllida* Van Beneden est maintenu. Nous pouvons en donner la définition suivante non contenue dans Fuhrmann : « Scolex inerme ou armé de crochets, avec ou sans rostellum, quatre ventouses inermes, rarement armées de petits crochets. Présence inconstante d'un pseudo-scolex simple ou double, se différenciant à mesure que les anneaux murissent. Anneaux mûrs se détachant après l'évolution complète de l'utérus, quelquefois survie assez longue des anneaux détachés (chez les *Nematotænia*). Orifice utérin absent. OEufs mûrs expulsés à l'intérieur de l'anneau ou mis en liberté par macération de ce dernier dans l'intestin de l'hôte. Un ou plusieurs testicules. Ovaire généralement bilobé. Vitellogène impair, simple, situé dans la partie interne de l'anneau comme le reste des organes génitaux, le plus souvent en arrière de l'ovaire, plus rarement en avant. Utérus de forme très variable, le plus souvent sacculiforme ou ramifié, ou décomposé en un nombre plus ou moins grand de capsules séparées. OEufs sans clapet, développement intra-utérin ; embryon développé entouré de deux ou trois enveloppes ».

Cet ordre est divisé en dix familles, dont plusieurs sont subdivisées en sous-familles ; en comptant les genres mal connus *Tetracisdicotyle* Fuhrmann et *Copesoma* Ssinitzin, on arrive à un total de soixante-cinq genres, plus le sous-genre *Echinocotyle*.

Voici cette classification (cf. tableau ci-contre) ; les lettres **M**, **O**, **R**, **A**, qui suivent les noms d'auteurs indiquent que les Cestodes du genre sont parasites des Mammifères, d'Oiseaux, de Reptiles ou de Batraciens.

Comme on peut le voir, l'ancienne sous-famille des *Dipylidiinae* A. Railliet, encore admise par Braun, se trouve complètement démembrée. Elle contribue à former la famille des *Dilepididae* et non plus des Téniaidés ; on ne lui laisse que les quatre genres *Dipylidium* Leuck., *Oochoristica* Lühe, *Monopylidium* Fuhrmann et *Panceria* Sensino. Son sous-genre *Drepavidotænia* A. Railliet disparaît pour rentrer dans les *Hymeno-*

lepis ; ses genres *Dilepis* Weiland, *Choanotænia* A. Railliet et *Amæbotænia* Cohn rentrent dans la sous-famille des *Dilepidinae*, son genre *Nematotænia* dans celle des *Paruterinae*, toutes deux formant, avec les *Dipylidiinae*, la famille des *Dilepididae*. Son genre *Cotugnia* Diam. passe dans les *Davaineinae*, enfin *Hymenolepis* devient le type de la famille des *Hymenolepididae* avec quatre genres et un sous-genre.

Voici la diagnose des groupes où se trouvent des représentants de l'ancienne sous-famille de A. RAILLIET.

Famille des *Davaineidae* Fuhrmann. Scolex avec rostre armé de petits crochets en forme de marteau. Ventouses armées de très petits crochets. Organes génitaux simples ou doubles, unilatéraux, bilatéraux ou alternes. Œufs dans un utérus sacciforme, ou dans de petites capsules ovulaires ou dans un organe parutérin. Parasites des Mammifères et des Oiseaux. La sous-famille des *Davaineinae*, dans laquelle se trouve le genre *Cotugnia*. (de l'ancienne sous-famille *Dipylidiinae* Railliet) ne possède pas d'organes parutérins.

Famille des *Dilepididae* Fuhrmann. Rostre généralement armé. Ventouses inermes. Pores génitaux unilatéraux. Organes génitaux simples ou doubles. Parasites des Mammifères et des Oiseaux. Se divise en :

Dilepidinae : Utérus sacciforme ou se divisant en lobes.

Dipylidiinae : Utérus se résolvant en nombreuses capsules ovigères contenant chacune un ou plusieurs œufs.

Paruterinae Fuhrmann. Présence d'un organe parutérin dans lequel pénètrent les œufs mûrs.

Famille des *Hymenolepididae* Fuhrmann. Scolex généralement armé, le plus souvent d'une couronne simple de crochets, Cou court. Anneaux plus larges que longs. Musculature composée de deux faisceaux longitudinaux, un interne transverse, un dorso-ventral et un diagonal. Pores génitaux unilatéraux. Organes génitaux dorsaux par rapport aux systèmes aquifère et nerveux, 1 à 4 testicules. Canal déférent court avec vésicule séminale. Utérus sacciforme. Œufs à 3 enveloppes. Parasites des Mammifères et Oiseaux.

A. RAILLIET et A. HENRY acceptent cette classification (1909) avec de légères restrictions. Pour le groupe qui nous occupe ils font remarquer que le genre *Choanotænia* Rail., 1896, avait

FAMILLES	SOUS-FAMILLES	GENRES
<i>Tetrabothisridae</i> Braun . . . <i>Mesocestoididae</i> Fuhrmann . . .		<i>Tetrabothisrus</i> Rud., M. N. <i>Mesocestoides</i> Vaillant, M. O.
<i>Anoplocephalidae</i> R. Blanchard .	<i>Anoplocephalinae</i> Fuhrmann . .	<i>Anoplocephata</i> E. Blanchard, M. <i>Bertiella</i> Stiles et Hassal, M. <i>Andrya</i> A. Railliet, M. O. <i>Cittotænia</i> Riehm, M. O. <i>Moniezia</i> R. Blanchard, M. O. <i>Schizotænia</i> Janicki, M. <i>Aporina</i> Fuhrmann, O.
	<i>Linstowinae</i> Fuhrmann . . .	<i>Triplotænia</i> Boas, M. <i>Linstowia</i> Zschokke, M. <i>Zschokkea</i> Fuhrmann, O.
<i>Thysanosominae</i> Fuhrmann . . .	<i>Thysanosominae</i> Fuhrmann . . .	<i>Thysanosoma</i> Dies, M. <i>Stilesia</i> A. Railliet M.
<i>Ophryocotylinæ</i> Fuhrmann . . .	<i>Ophryocotylinæ</i> Fuhrmann . . .	<i>Ophryocotyle</i> Friis, O.
<i>Davaineidae</i> Fuhrmann . . .	<i>Davaineinae</i> Braun.	<i>Davainea</i> R. Blanchard, M. O. <i>Polycælia</i> Fuhrmann, O. <i>Cotugnia</i> Diam, O.
<i>Idiogeninae</i> Fuhrmann . . .	<i>Idiogeninae</i> Fuhrmann . . .	<i>Idiogenes</i> Krabbe, O. <i>Chapmania</i> (Mont.) Fuhrmann, O. <i>Dilepis</i> Neil, O.
<i>Trichocephaloïdes</i> Ssinit., O.	<i>Lateriporus</i> Fuhrmann, O.	<i>Trichocephaloïdes</i> Ssinit., O.
<i>Choanotænia</i> A. Railliet, M. O.	<i>Anomotænia</i> Cohn, M. O.	<i>Choanotænia</i> A. Railliet, M. O.
<i>Fuhrmania</i> Parona, O.	<i>Leptotænia</i> Cohn, O.	<i>Fuhrmania</i> Parona, O.
<i>Amæbotænia</i> Cohn, M. O.	<i>Dilepidinae</i> Fuhrmann . . .	<i>Amæbotænia</i> Cohn, M. O.
<i>Liga</i> Weiland, O.	<i>Dilepidinae</i> Fuhrmann . . .	<i>Liga</i> Weiland, O.
<i>Parvirostrum</i> Fuhrmann, O.	<i>Dilepidinae</i> Fuhrmann . . .	<i>Parvirostrum</i> Fuhrmann, O.
<i>Cyclastera</i> Fuhrmann, O.	<i>Dilepidinae</i> Fuhrmann . . .	<i>Cyclastera</i> Fuhrmann, O.

<i>Dilepididae</i> Fuhrmann.	<i>Dipylidiinae</i> Railliet <i>Laterotænia</i> Fuhrmann, O. <i>Preorchida</i> Fuhrmann, O. <i>Angularia</i> , Clerc, O. <i>Cyclorchida</i> Fuhrmann, O. <i>Acanthocirrus</i> Fuhrmann, O. <i>Cladotænia</i> Cohn, M. <i>Dipylidium</i> Leuckart, M. O. <i>Monopylidium</i> Fuhrmann, O. <i>Oochoristica</i> Lühe, M. R. <i>Panceria</i> Sonsino, R. <i>Paruterina</i> Fuhrmann, O. <i>Biuretina</i> Fuhrmann, O. <i>Culcitella</i> Fuhrmann, O. <i>Rhabdometra</i> Chlodk, O. <i>Metrolia</i> stes Ransom, O. <i>Anonchotænia</i> Cohn, O. <i>Nematotænia</i> Lühe, A. <i>Oligorchis</i> Fuhrmann, O. <i>Hymenolepis</i> Weil, M. O. <i>Echinocotyle</i> R. Blanchard, O. (sous-genre). <i>Diorchis</i> Clerc, O. <i>Aploparaksis</i> Clerc, O. <i>Tænia</i> Linné, M. O. <i>Diploposthe</i> Jacobi, O. (genre de transition). <i>Acoleus</i> Fuhrmann, O. <i>Gyrocaelia</i> Fuhrmann, O. <i>Diplophallus</i> Fuhrmann, O. <i>Shipleya</i> Fuhrmann, O. <i>Dioicocestus</i> Fuhrmann, O. <i>Amabilia</i> Diam, O. <i>Schizotænia</i> Cohn, O. <i>Tatria</i> Kowalesky, O. <i>Fimbriaria</i> Frœlich, O.
<i>Hymenolepididae</i> Fuhrmann.	
<i>Tæniidae</i> Ludwig.	
<i>Acoleinidae</i> Fuhrmann.	
<i>Amabiliidae</i> Fuhrmann	
<i>Fimbriariae</i> Wolfflûgel.	

été établi pour *C. infundibulum* (Bloch). Cohn introduisit de nouvelles espèces du type *Tænia galbulæ* Zed. ; elles représentent un genre différent que Fuhrmann laisse comme *Choanotænia*, tandis que *C. infundibulum*, le type du genre devient *Monopylidium*. Il serait préférable, disent les auteurs français, de laisser *Choanotænia infundibulum* et de déplacer les espèces du type *galbulæ*. Ils proposent pour ces dernières le nom d'*Icterotænia*.

Ultérieurement (1913), FUHRMANN lui-même a proposé la suppression des *Fimbriariidae* qui seront réunis aux *Hymenolepididae*. Il a pu se convaincre que les organes génitaux des *Fimbriaria* étaient du type *Hymenolepis* et a décrit une nouvelle espèce *Fimbriaria intermedia* O. Fuhr., 1913, formant la transition entre les deux genres.

RANSOM (1909) étudiant les Cestodes chez les Oiseaux de l'Amérique du Nord, suit d'assez près la classification de Fuhrmann, mais s'en écarte en plusieurs endroits, notamment dans le groupe des Hyménolépididés, qu'il classe ainsi :

Famille des *Hymenolepididae* : Crochets avec rostre armé ou sans rostre ; crochets non en forme de marteau. Ventouses généralement inermes, organes génitaux simples ou doubles. Pore génital marginal, bilatéral, ou unilatéral, régulièrement alterne. Oeufs avec enveloppes minces, Parasites des Mammifères, Oiseaux, Reptiles et Amphibiens. Se divise en trois sous-familles :

Dipylidiinae : Rostre armé ou rarement absent. Ventouses inermes. Organes génitaux simples ou doubles. Utérus simple ou lobulé, persistant ou non, se résolvant en petites capsules ovulaires contenant un ou plusieurs œufs. Pas d'organes par-utérins.

Cette sous-famille s'est enrichie du genre *Diplopylidium* Beddard (1913), créé par son auteur, pour l'espèce *Diplop. Genettae* n. sp. Il le définit ainsi.

« Retractable muscular rostellum armed with two circles of hooks. A double set of reproductive organs in each proglottid. Genital canals pass between dorsal and ventral excretory tubes. Vagina lying in front of cirrus-sac. Cirrus-sac large and muscular, bent upon themselves ; cirrus coiled, very slender, and unarmed ; spermduct forms a coil. Testes numerous, fil-

ling up available space in proglottid. Ovaries two, in front of vitelline glands. Vagina narrow, with receptaculum seminis. Uterus represented by numerous cavities, each containing one egg only. »

Ce genre devra prendre place à côté de *Dipylidium* et de *Pancerina*.

Paruterininae : Scolex généralement armé, rarement absent. Organes génitaux simples, excepté chez *Stilesia* placé provisoirement dans cette sous-famille. Utérus simple ou double avec un organe parutérin dans lequel les œufs achèvent leur maturation.

Hymenolepidinae : Rostre armé d'une simple couronne de crochets, rarement rudimentaire et inerme. Segments plus larges que longs. Deux faisceaux de muscles longitudinaux. Organes génitaux simples. Pores génitaux unilatéraux. Conduits génitaux dorsaux par rapport aux systèmes aquifères et nerveux. 1 à 4 testicules. Canal déférent court avec vésicule séminale externe. Utérus sacciforme, persistant, œufs avec trois membranes transparentes.

Cette classification diffère de celle de Fuhrmann en ce que les familles des *Dilepididae* et *Hymenolepididae* de ce dernier sont à nouveau réunies pour former les *Hymenolepididae*, avec les *Dipylidiinae*, les *Paruterininae* (*Paruterinae* de Fuhrmann) et les *Hymenolepidinae* comme sous-famille. Les *Hymenolepididae* reprennent leur importance et par suite de la disparition des *Dilepidinae* et s'enrichissent de la plupart des genres que comprenait cette dernière. Il faut ajouter que les genres cités par l'auteur américain sont moins nombreux que ceux de FUHRMANN.

Parmi les ouvrages récents traitant de la systématique des Cestodes nous pouvons citer celui de LÜHE (1910). Cet auteur; collaborant à un ouvrage d'ensemble sur la faune d'eau douce en Allemagne, se trouve amené à décrire les Cestodes ayant comme hôtes des animaux faisant partie de cette faune. Sa classification suit à peu près celle de FUHRMANN, il mentionne la diagnose des *Dipylidiidae* qui n'ont pas de représentants dans les groupes intéressés et élève les *Nematotænia*s au rang de famille : *Nematotæniidae* avec l'unique espèce *Nematotænia dispar* (GOEZE), parasite des Batraciens.

Les *Hymenolepis*, dit cet auteur, vivent en parasites chez les

Oiseaux, quelques-uns chez les Mammifères. On en connaît environ 150 espèces. Ce vaste genre devra probablement être démembré lorsque la structure des Cestodes qui le composent sera mieux connue : on pourrait peut-être y créer deux subdivisions, l'une comprenant les *Hymenolepis* à 8 crochets, ayant comme type *H. macracanthos* (V. Linst.) et l'autre ceux à nombreux crochets : *H. coronula* (Duj.), *H. simplex* (Fuhm.), *H. micrancistrota* (Wel.), *H. fallax* (Krabbe). D'autres, tels que *H. megalops* (Crepl.), *H. setigera* (Frœl.), *H. arcuata* (Kow.), *H. abortiva* (V. Linst.) devront probablement servir de types nouveaux. L'étude des formes larvaires devra aussi être utilisée comme base de ce démembrement.

GEDOELST (1911) faisant une revue des formes qui intéressent le médecin et le vétérinaire, adopte la classification de RANSOM en la simplifiant un peu en raison de la portée pratique de son ouvrage. NEVEU-LEMAIRE (1911) décrivant les maladies parasitaires des animaux domestiques, range toutes les formes de ce groupe dans la sous-famille de *Dipylidiinae*.

Telle est, sommairement exposée dans ses grandes lignes, la classification de ce groupe. Les auteurs, on le voit, ne semblent pas d'accord sur l'importance à accorder aux *Dilepidinae*. C'est en somme de là que vient le désaccord, par suite de l'obligation où l'on se trouve de dégarnir les groupes voisins au bénéfice des *Dilepididae*, si on maintient cette famille, ou, au contraire, si on la supprime, de caser ses genres dans les groupes susdits. Dans ce travail, avant tout expérimental, je ne m'attarderai à pas prendre parti, et je passe de suite à des considérations biologiques.

ARTICLE II

Evolution du groupe

I. — Étude des formes larvaires

Les nombreuses espèces que nous venons de signaler ne sont, pour la plupart, décrites qu'à l'état adulte et d'après des matériaux de collections. On ne connaît le développement que

d'un très petit nombre, et souvent d'une façon incomplète. Essayons d'étudier le cycle évolutif de ce groupe.

En raison de la difficulté qu'on éprouve souvent à faire concorder la forme larvaire avec l'adulte correspondant, on a été obligé de créer pour les Cestodes, comme pour beaucoup d'animaux à évolution complexe, une véritable classification des larves. Mais les auteurs sont loin de s'entendre sur ce sujet. LEUCKART (1886), MONIEZ (1880), VILLOT (1883-1889), GRASSI et ROVELLI (1892), SCHMIT (1894) ont publié des travaux à ce sujet. Nous allons exposer brièvement leurs idées les plus importantes.

MONIEZ (1880) a suivi en détail, après LEUCKART, le développement de *Cysticercus pisiformis* Zeder, et, plus ou moins complètement, celui d'espèces voisines. Je crois inutile de relater ici ses expériences qui se trouvent dans tous les traités classiques. On sait que l'embryon hexacanthé, mis en liberté dans le tube digestif du Lapin, est transporté jusqu'au foie où il grandit et s'allonge. Une invagination se creuse à l'extrémité opposée aux crochets, au fond de laquelle bourgeonne le scolex ; vers le 22^e jour, l'organisme subit une scission transversale et seule la partie portant l'invagination continue à s'accroître. La jeune larve émigre ensuite dans le sac péritonéal où elle acquiert sa constitution définitive. Elle se compose alors de trois parties : scolex, contenu dans l'invagination qui lui forme un *receptaculum capitis* ; corps faisant suite à la tête ; vésicule caudale, représentant les parties centrales et postérieures de l'embryon devenues hydropiques.

Chez les cystiques inférieurs ou cysticercoïdes les tissus sont moins spécialisés ; la tête, au lieu d'être dans un *receptaculum capitis*, se rétracte simplement à l'intérieur de la vésicule ; l'accumulation de liquide hydropique n'existe plus ; en prenant comme types de passage l'*Archigetes Sielboldi* Leuckart et le *Cysticercus* du *Tenebrio molitor* L. Stein (1852), on arrive à des formes dans lesquels la partie portant primitivement les crochets de l'embryon, au lieu de se séparer, persiste et conserve même les caractères d'un tissu vivant. « Un pas de plus et nous arrivons à un Cestode, dont l'embryon hexacanthé... logerait le scolex, en un point restreint situé à son extrémité postérieure tandis que sa partie antérieure continuera de porter les

six crochets et acquerra les caractères d'un animal sexué ». Cette forme n'a pas encore été trouvée.

VILLOT (1879-1883-1889), d'après l'étude du développement de l'embryon hexacanthé, arrive à distinguer deux groupes de larves chez les Ténidés, plus un autre chez les Bothriocéphalidés qui ne nous intéresse pas. Dans le premier, l'embryon s'accroît simplement en donnant la vésicule caudale, autour de laquelle se trouve une enveloppe adventice, réaction de l'animal parasité. En l'un des points de la vésicule se forme une invagination : le bourgeon somato-céphalique qui donnera le corps, puis la tête du futur Ténia par délamination de deux feuilletts entre lesquels se trouve une lacune interpariétale, chacune de ces parties donnant naissance à différents organes. Je n'entre pas dans le détail de ces formations, ce qui est plutôt du ressort de l'embryologie. Dans le genre *Cysticercus* chaque vésicule bourgeonne une seule tête et un seul corps. Dans le genre *Cœnurus*, la vésicule produit plusieurs bourgeons ; donc plusieurs corps donnant chacun une tête. Enfin dans le genre *Echinococcus*, la vésicule caudale (vésicule mère des auteurs) donne également plusieurs corps (vésicules proligères), mais ces derniers portent chacun plusieurs têtes. De plus, il se forme par bourgeonnement, dans la paroi de la vésicule mère, des vésicules filles et, dans ces dernières, des vésicules petites filles ; elles sont endogènes ou exogènes suivant qu'elles tombent à l'intérieur ou à l'extérieur du kyste. Enfin, un scolex quelconque peut se transformer en vésicule fille (transformation vésiculaire). Ce dernier mécanisme a été élucidé récemment grâce aux travaux de DÉVÉ. Les scolex échinococciques peuvent donc se développer par trois processus différents. Ces trois genres sont parasites des Vertébrés

Les cystiques du deuxième groupe sont caractérisés par ce fait que l'embryon hexacanthé, au lieu de devenir vésicule caudale lui-même par simple hypertrophie, bourgeonne une partie nouvelle qui sera la véritable vésicule caudale, donnant le corps et la tête du futur Ténia. Il y a donc, comme dans le précédent groupe, à considérer la tête, le corps et la vésicule caudale, mais cette dernière n'étant elle-même qu'une formation secondaire de l'hexacanthé qui prend alors le nom de blastogène. On n'observe pas de membrane adventice fournie

par l'hôte, lequel est toujours, disait VILLOT, un Invertébré. Ce groupe se divise en deux sections. Dans la première, la vésicule caudale se forme par bourgeonnement endogène, dans la seconde elle se forme par bourgeonnement exogène. Chez les uns et les autres la vésicule contient peu de liquide, la tête et le cou restent exserts, ne s'invaginent pas pendant leur formation ; les feuilletts et la cavité interlacunaire ne sont point aussi nettement différenciés que chez les cystiques du premier groupe.

Dans la première section, à vésicule formée par bourgeonnement endogène, les vésicules, une fois formées, se détachent du blastogène et flottent librement dans la cavité. Elle comprend les genres *Polycercus* et *Monocercus*. Dans le premier, de nombreuses vésicules caudales bourgeonnent à l'intérieur du kyste, dans le second, il n'y en a qu'une seule dans chaque blastogène. La deuxième section, dans lesquels la vésicule est exogène, comprend les genres suivants :

Cercocystis : le blastogène, après avoir bourgeonné la vésicule caudale, reste adhérent à elle et forme une espèce d'appendice à la larve.

Staphylocystis : de constitution analogue, mais le blastogène bourgeonne de nombreuses vésicules caudales qui lui restent adhérentes, d'où l'aspect de grappe qu'indique l'étymologie.

Urocystis : le bourgeon devant former la vésicule caudale se détache du blastogène dès qu'il est parvenu à maturité ; parfois plusieurs bourgeons se forment successivement, ce qui donne alors l'aspect d'une colonie dont les individus les plus jeunes sont les plus rapprochés du blastogène. Parvenu à maturité, l'urocyste devient libre par rupture du pédicule le reliant au blastogène et change de milieu ; il abandonne la cavité générale de l'hôte pour passer dans le corps adipeux.

Cryptocystis : ressemble aux *Urocystis* et se détache comme eux du blastogène à maturité, mais n'est pas prolifère, il ne se forme qu'une seule vésicule caudale par blastogène. Il ne faut pas confondre ces cysticercoïdes, se détachant du blastogène à maturité avec les cysticerques de notre premier groupe, dont quelques-uns présentent un phénomène semblable, tel le *Cysti-*

cercus pisiformis étudié plus haut. Les faits observés par Moniez ont fait établir un rapprochement entre ces cysticerques et les cysticercoïdes dont nous venons de parler, Villot cependant ne les confond aucunement : dans *Cysticercus pisiformis*, il y a division de la vésicule caudale elle-même ; dans les cysticercoïdes, c'est un bourgeonnement du blastogène qui se produit.

Il existe donc, d'après VILLOT, une échelle de différenciation organique. Les types les plus primitifs sont représentées par *Cryptocystis* et *Urocystis*, c'est aussi chez eux qu'on observe le maximum d'indépendance entre le blastogène, et les formations qui en dérivent. Chez *Staphylocystis* et *Cercocystis*, l'indépendance est moins grande, puisque le blastogène, tout en n'ayant qu'une utilité restreinte, conserve des relations avec la vésicule caudale. Chez *Polycercus* et *Monocercus*, l'importance du blastogène augmente, il devient une véritable enveloppe ; enfin dans les cystiques du premier groupe, le développement se condense encore davantage et le bourgeonnement de la vésicule caudale est supprimé, ce qui conduit à formuler cette loi : « la complication du développement et celle de l'organisation sont en raison inverse ».

GRASSI, dans plusieurs notes préliminaires et surtout dans un important mémoire publié en collaboration avec ROVELLI (1892) a adopté un point de vue différent. Ces deux auteurs affirment l'unité des types cysticerque et cysticercoïde. La distinction établie par VILLOT entre *Cysticercus pisiformis* où il s'agit d'une division de la vésicule et les cysticercoïdes où c'est un bourgeonnement qui se produit, n'existe pas. Le terme blastogène est d'ailleurs impropre. Le bourgeonnement dudit blastogène ne se produit jamais et il est inexact de dire que, dans les cysticercoïdes, aucune partie de l'embryon ne passe dans la larve. De plus, les cysticercoïdes ont, comme les cysticerques, une queue. Ces critiques donnent donc un démenti formel aux théories de VILLOT dont elles sapent complètement la classification. Voyons maintenant les idées des naturalistes italiens. Ils commencent par exposer l'évolution du *Dipylidium caninum* (L. 1767) (syn. *Tænia elliptica* Batsch, 1786, etc...), type de développement simple. Je vais en donner un rapide aperçu, ne retenant que ce qui peut être utile pour la classification

des larves de Cestodes, en négligeant les détails histologiques ainsi que l'embryologie des organes : systèmes nerveux et aquifère.

L'embryon s'accroît et présente des mouvements très actifs qui diminueront peu à peu dans la suite. Sa forme est ovalaire ; l'un des pôles dit postérieur, porte les crochets et donnera la queue, l'autre, antérieur, formera les organes céphaliques. Une cavité se creuse à l'intérieur et se remplit de liquide. Elle est excentrique, rapprochée du pôle postérieur.

L'extrémité antérieure commence alors à se différencier ; elle forme le bulbe sous-cuticulaire : on distingue une zone bulbaire proprement dite, entourée d'une autre périfulbaire ; puis l'extrémité antérieure s'invagine légèrement, formant un cul-de-sac dont le fond refoule le bulbe, tandis que les parois présentent un étranglement vers le tiers inférieur, créant ainsi une dilatation antérieure assez large et une postérieure plus étroite. Toutes deux se garnissent de pointes cuticulaires, celles de la dilatation antérieure persisteront seules et donneront, en se régularisant les crochets du Ténia.

Pendant ce temps, l'ébauche des ventouses s'est formée, suivant de près celle du bulbe. Ce sont d'abord quatre différenciations cellulaires à contours bien arrondis, plus tard elles se creusent et acquièrent leurs formes définitives.

La partie postérieure de l'embryon s'allonge et forme une grande queue qui s'étrangle à son union avec le rostre de la larve, corps proprement dit du cysticercoïde. Elle entraîne une partie de la lacune qui se trouve ainsi partagée dans les deux portions de l'embryon. D'ailleurs elle ne tarde à se remplir de tissu parenchymateux lâche et réticulaire (*parenchima molle*), qui finit par la combler.

Alors a lieu la deuxième invagination, beaucoup plus importante que la première ayant donné naissance au rostre. Cette fois, la partie antérieure du corps, entraînant les ventouses s'invagine dans la postérieure. En même temps ce corps se libère de sa queue par rupture du pédoncule qui les rattachait l'un à l'autre, il est alors mûr et prêt à être introduit chez l'hôte définitif. On peut, sous le microscope, assister à l'évagination du rostre telle qu'elle doit avoir lieu dans l'intestin du Chien. On observe même des tentatives plus ou moins com-

plètes de réinvagination. Quant à la queue séparée, elle présente encore de légers mouvements, mais ne bourgeonne jamais de nouveaux corps.

Nous pouvons donc résumer schématiquement le développement de *D. caninum* en un certain nombre de stades : allongement de l'embryon, formation de la lacune, différenciation du pôle antérieur non pourvu de crochets, première invagination, légère, donnant naissance au rostre, ébauche des ventouses, allongement de la queue, comblement de la lacune, deuxième invagination, séparation de la queue.

Voyons maintenant un type plus compliqué, l'*Hymenolepis murina* (DUJARDIN, 1845). Il n'a d'ailleurs pu être entièrement suivi. Les phénomènes embryologiques sont absolument comparables aux précédents. L'embryon, en s'allongeant prend la forme d'une bouteille dont le col sera la queue et dont la partie renflée peut présenter un ou plusieurs étranglements. La première invagination a la forme d'un Y renversé. La queue est plus courte que chez *D. caninum* et ne se séparera pas du corps, la lacune est à peu près virtuelle.

Mais, ici, et c'est là la différence capitale, la deuxième invagination est plus complète et les auteurs comparent le cysticercoïde à une gastrula par embolie : au pôle aboral, opposé au blastospore se trouve la queue ; puis, y faisant suite, la paroi externe de la larve, c'est-à-dire la portion postérieure du corps (ectoderme d'une gastrula), ensuite, invaginée, la portion antérieure du corps, paroi interne de la larve (endoderme), entre les deux la lacune primitive (blastocèle), à l'intérieur un espace que nous pouvons assimiler à un archenteron et un blastopore qui s'obstrue plus ou moins tôt. Il est bien entendu qu'il s'agit d'une simple comparaison avec une gastrula, destinée seulement à faciliter la compréhension. Au fond de la paroi interne se trouve un bourrelet qui formera le scolex ; tout le reste, c'est-à-dire la paroi interne n'ayant pas formé le bourrelet, et la paroi externe donnent un involucre protecteur qui disparaît lorsque le Ver devient adulte. C'est donc seulement une faible partie de l'embryon, à savoir le bourrelet du fond de la paroi interne qui est destiné à former le futur Cestode, alors que chez *D. caninum* qui ne possède pas d'involucre, c'était le corps tout entier moins la queue. Telle est la différence fondamentale.

Ces descriptions comprises, il est facile de décrire les autres cysticercoïdes : *Hymenolepis diminuta*, par exemple se différencie de *H. murina* par une queue plus longue, une lacune primitive mieux délimitée et souvent une membrane adventice fournie par l'hôte. Tous les autres cysticercoïdes rentrent dans les types précédents, avec quelques variantes.

Quant aux cysticerques, ils peuvent également se ramener aux mêmes formes. La queue n'existe plus, la partie qui devait la former est employée toute entière à la paroi externe, laquelle a de bien plus grandes dimensions par suite de l'abondance du liquide de la lacune primitive. Il faut noter cependant que *Cysticercus pisiformis*, d'après MONIEZ, aurait un début de queue qui tomberait ensuite. De plus, et c'est peut-être aussi le cas pour quelques cysticercoïdes, l'invagination anticipée précède la formation du rostre et des ventouses, au contraire de ce que nous avons vu chez *D. caninum*.

Les formes de cystiques proliférants doivent être considérées comme secondaires, ayant acquis la propriété de proliférer en période jeune ; elles sont réductibles aux types précédents, ainsi que les têtes de l'Echinocoque sont homologuées au corps de *D. caninum*.

Voilà donc établie une série de types de plus en plus complexes ; ajoutons que les auteurs placent au bas de l'échelle, au-dessous de *D. caninum*, l'*Archigetes Sieboldi* Leuckart, chez lequel l'invagination n'est pas acquise mais peut encore se faire à la volonté de l'animal.

Partant de ces données, Grassi et Rovelli proposent la classification suivante des larves de Cestodes.

1° Cystiques à invagination initiale, sans involucre embryonnaire : *Archigetes Sieboldi* Leuckart.

2° Cystiques à invagination tardive, comprenant peut-être tous les cysticercoïdes ; se divise en deux groupes.

A. — Invagination simple : *D. caninum*.

B. — Invagination suivie de la formation d'un involucre :
H. murina ; *H. diminuta*

3° Cystiques à invagination précoce, suivie de la formation

de l'involucre embryonnaire : tous les cysticerques et peut-être quelques cysticercoïdes ne rentrant pas dans la catégorie précédente.

Il y a naturellement des formes de transition entre ces groupes.

GRASSI et ROVELLI concluent à l'unité du type larvaire entre toutes les formes Téniaïdés. Ils en tirent des conclusions générales quant à l'affinité des Cestodes et des autres Plathelminthes notamment des Trématodes. Je n'ai pas à les mentionner ici, je me borne à rappeler leur assimilation de la dilatation antérieure chez *D. caninum* à une cavité buccale et de la dilatation postérieure à un pharynx, dont le bulbe musculeux serait analogue à celui des Trématodes. L'invagination serait une conséquence du parasitisme. De même, la queue du cysticercoïde serait l'homologue de celle des Cercaires, ayant servi d'organe de natation lorsque les larves de Cestodes étaient libres.

Un peu plus tard, SCHMIDT, élève de LEUCKART, a étudié (1894) en détail le développement de l'*Hymenolepis anatina* (KRABBE, 1896) (syn. *Tænia anatina* Krabbe, 1869). Je n'en retiens que les points pouvant nous servir de comparaison avec les types précédents. L'auteur distingue deux périodes dans l'évolution de son cysticercoïde : la première est un simple accroissement avec formation de la lacune par les processus déjà étudiés. Elle est centrale et non excentrique comme chez *D. caninum*. Les mouvements de l'embryon sont aussi très vifs, notamment ceux de contraction, l'invagination finale ne sera que la dernière manifestation de cette propriété, localisée en un point.

La deuxième période est celle de formation des organes, toujours par des mécanismes analogues à ceux que nous connaissons. On observe le comblement de la lacune par du tissu lâche, l'apparition du rostre au fond de la première invagination ; il présente des mouvements très marqués de rétraction et de protraction en dehors de sa cavité. Les ventouses apparaissent, puis le corps du cysticercoïde s'étrangle au-dessous de la partie antérieure portant le rostre et les ventouses, et représentant la future tête ; l'étranglement lui-même étant le futur cou. Les ventouses, énormes dans cette espèce, acquiè-

rent leurs dimensions définitives et font saillie à l'extérieur ; les crochets achèvent de se développer et, l'évolution étant terminée, a lieu la grande invagination de la partie antérieure et de l'étranglement, autrement dit de la tête et du cou, dans le reste du corps du cysticercoïde.

La différence entre les cysticerques et les cysticercoïdes, conclut l'auteur, est que la tête se développe à l'intérieur de la vésicule caudale chez les premiers, elle suit donc l'invagination ; tandis qu'elle se forme à l'extérieur chez les seconds, elle précède alors l'invagination. Toutefois les Cysticercoïdes eux-mêmes se divisent en deux groupes suivant la position de la tête dans l'involucre.

I. — Rostre court, retourné en doigt de gant, type : *D. caninum*.

II. — Rostre et cou longs, en position normale dans l'invagination, type : *H. anatina*.

H. murina se rattacherait à ce second groupe.

SCHMIDT a découvert, à l'extrémité de la queue une vésicule pulsatile dans laquelle se déverseraient les canaux aquifères. Il en conclut que cette queue des cysticercoïdes est l'analogue de la vésicule caudale des cysticerques et que par conséquent le kyste (involucre des auteurs italiens), n'est pas comparable à la vésicule caudale des cysticerques dont il ne représente qu'une partie. L'hypothèse formulée par GRASSI et ROVELLI au sujet de la perte de la queue (organe de natation dégénéré) est donc à rejeter.

Enfin il suppose que plusieurs parties de la vésicule peuvent jouir de la propriété de bourgeonner, ce qui permettrait de comprendre la formation des larves à plusieurs têtes.

BRAUN (1894-1900, pp. 1568-1569) déclare que cette classification est difficile à adopter, parce que l'invagination du scolex sur laquelle elle est fondée, n'est connue que pour un très petit nombre d'espèces. Il serait plus simple, dit-il, de s'en tenir aux vieilles définitions et de ne retenir que les termes *Plerocercus* et *Plerocercoïdes* ainsi que *Cysticercus* (y compris *Coenurus* et *Echinococcus*). Leur emploi est commode et suffisant dans l'état actuel de nos connaissances ; quant à la classification, ce sera l'œuvre de l'avenir.

LÜHE (1910) donne une classification pratique, destinée à

faciliter la diagnose des formes connues ; il tient compte principalement des caractères faciles à voir.

Récemment, SOUTHWELL et PRASHAD (1918), se sont appliqués à classer les cystiques proliférants. Dans un premier type, ils rangent ceux qui présentent des têtes bourgeonnant à l'intérieur d'un kyste par prolifération. Partant du *Monocercus* Villot, ils passent au *Pelycercus* du même auteur, puis au *Coenurus*, différent du *Polycercus* parce que les têtes sont plus nombreuses et restent attachées à la paroi du kyste, au lieu de flotter librement dans la cavité ; ils arrivent ensuite à l'*Echinococcus* avec ses vésicules proligères et ses vésicules filles. Dans un deuxième type figure *Merocercus* Willey, montrant une constitution analogue à *Polycercus* mais dont le développement n'a pas été suivi. Le troisième type est caractérisé par un bourgeonnement externe du kyste. On y retrouve un *Polycercus*, puis le *Staphylocystis glomeridis* Villot, le premier entouré d'une membrane adventice, le second n'en possédant pas. On passe au *Sparganum proliferum* Ijima et à l'*Urocystidium* Beddard. Enfin les auteurs décrivent une espèce nouvelle *Ilisia parthenogenetica* S. et P., 1917, trouvée dans le mésentère et le foie d'une Aloose de l'Inde, *Hilsa ilisha* (Ham.-Buch.). Le parasite est rempli d'œufs qui se développent parthénogénétiquement et donnent de petites formes ressemblant à l'adulte. Elles grandissent et recommencent le cycle. C'est là un fait extrêmement intéressant, mais la classification me paraît bien artificielle. *Polycercus* est rangé dans deux groupes totalement différents, *Echinococcus* n'est compté que dans les types à prolifération interne, sans souci des vésicules filles exogènes ; de plus les auteurs semblent partager les idées de VILLOT battues en brèche, comme nous l'avons vu par GRASSI et d'autres helminthologistes, non mentionnés dans le travail précité.

La classification rationnelle des larves de Cestodes ne pourra être faite que par l'étude de leur développement et non par la description des formes mûres trouvées chez les hôtes. Si l'on considère le peu d'espèces chez lesquelles cette évolution a été entièrement suivie, les divergences d'opinion entre les auteurs n'étonneront personne et il semble bien, comme le dit BRAUN, qu'on se soit trop pressé de tirer des conclusions générales d'un nombre insuffisant d'observations.

II. — *Etude des cycles évolutifs*

Ces notions sur les formes larvaires des Téniaïdés suffisent pour nous orienter dans l'étude de l'évolution de ces parasites. Cette étude peut être conduite de deux façons différentes.

1^o *Méthode morphologique*

Elle est basée sur ce fait que, dans le cystique, le scolex est déjà complètement formé, et possède les caractères de l'adulte. On compare donc une larve et un adulte ; de leur concordance on conclut à l'unité de l'espèce, et l'on connaît ainsi les deux points les plus importants du cycle évolutif du Ver.

Cette méthode a été employée surtout pour l'identification des Cysticercoïdes trouvés chez les Invertébrés. MRAZEK s'en est fait l'ardent protagoniste (1907) contre STILES (1896-1896 *a*) et lui accorde une confiance absolue. L'identification des scolex larvaires et adultes est d'une telle exactitude, dit-il, qu'elle dépasse la précision de beaucoup d'expériences, et nous devrions nous estimer satisfaits « wenn alle unsere wissenschaftliche Erfahrungen ebenso sicher begründet wären wie lediglich auf Hakenform etc., basierte Identifizierung so mancher Cysticercoïde. » Il préconise la capture et l'examen en masse du plus grand nombre d'animaux possible qui fournit de précieuses indications épidémiologiques suivant que les échantillons récoltés sont infestés ou indemnes dans telle localité.

Cette méthode permet de bien comprendre la spécificité parasitaire : dans une mare où se trouvent des Crustacés porteurs de Cystiques, viennent boire des Oiseaux aquatiques de toutes espèces, seuls les Canards et les Oies s'infestent. L'expérimentation, au contraire, présente de telles difficultés pour être menée à bien qu'elle est pratiquement inabordable. Il serait même à souhaiter que les helminthologistes portassent leur effort sur un autre domaine que sur celui-là.

Il me semble impossible d'admettre des conclusions aussi

manifestement exagérées. Je pense, au contraire, que si le labeur des hélmithologistes avait été plus expérimental et moins systématique, notamment en ce qui concerne la description d'espèces nouvelles d'après des échantillons incomplets, nos idées sur l'histoire naturelle et le développement des Cestodes auraient singulièrement gagné en clarté et la tâche des travailleurs se trouverait facilitée.

Néanmoins la méthode morphologique n'est pas à dédaigner : outre les données épidémiologiques dont nous venons de parler, elle est précieuse lorsqu'on ne dispose que de matériel conservé ; enfin, elle fournit une indication pour orienter les recherches. La découverte d'un *Cysticercoïde* dans un animal permet de formuler une hypothèse vraisemblable sur son rôle comme hôte intermédiaire, mais il faut de toute nécessité la vérifier expérimentalement. Nous verrons à propos de l'*Hymenolepis nana*, qu'une erreur a été commise par certains auteurs qui ont cru retrouver la forme larvaire du Cestode dans des Puces, alors que l'expérience prouve qu'elle se développe dans la villosité intestinale du Vertébré.

La technique de l'examen a été bien indiquée par A. HENRY à propos d'un cas de ladrerie ovine (1913). Il estime que les seuls points de repère à peu près fixes et pouvant servir à la comparaison avec l'adulte sont les crochets « organes résistants assez immuables dans chaque espèce pour servir de base sérieuse à une diagnose ». Les caractères tirés des crochets sont relatifs au développement de la pulpe interne, à la forme générale et surtout aux dimensions : totale et relatives. L'auteur procède ainsi pour cette mensuration : « Une ligne tirée de l'extrémité du manche à la pointe de la lame fournit la longueur totale, une perpendiculaire abaissée du sommet de la garde sur la première ligne partage celle-ci en deux parties qui donnent respectivement la longueur du manche et celle de la lame ». La largeur des crochets au niveau de la garde ne fournit que des caractères différentiels peu appréciables. Naturellement ces mensurations doivent s'accompagner de dessins.

Je crois qu'il est bon de définir exactement les termes qui désignent les diverses parties des crochets de Cestodes. Nous aurons à les utiliser plusieurs fois au cours de ce travail. Deux nomenclatures sont employées.

La première, dont se servaient les anciens helminthologistes BAILLET, DUJARDIN a été reprise par RAILLIET et HENRY ; c'est celle qui vient d'être citée. Le crochet du type *Tænia serrata* est comparé à un poignard : on lui décrit une lame, pénétrant dans les tissus de l'hôte, un manche faisant suite à la lame et une garde, expansion perpendiculaire séparant les deux autres parties. La garde s'appelle encore : dent (ne pas employer ce mot pour désigner la lame), talon, hypomochlion.

Quand il s'agit de crochets ayant une forme différente, on peut encore utiliser les mêmes termes, mais ils perdent alors leur signification primitive. Dans le type *Hymenolepis* (fig. 5, p. 138), la garde *a* et la lame *c* forment les deux branches d'une fourche, le manche *b* est recourbé. Dans le type *Davainea*, en forme de marteau, le manche est presque nul, la garde, au contraire (manche du marteau), a pris un grand développement.

Il sera bon, dans ces cas, de ne pas s'en tenir exclusivement aux mesures proposées par A. HENRY qui n'a eu en vue que les crochets de *T. serrata*, *solium*, etc. J'indiquerai plus loin comment j'ai procédé pour *Hymenolepis nana* et *fraterna*.

La seconde nomenclature, préconisée surtout par O. Deffke (1891) et d'autres auteurs conserve le nom de lame ou de griffe (R. BLANCHARD) à la pointe s'enfonçant dans la muqueuse intestinale, les deux autres parties sont les racines. Dans le crochet de *T. serrata*, la garde devient racine antérieure, le manche racine postérieure. Mais R. BLANCHARD, décrivant les crochets d'*Hymenolepis* (1891 *b*) estime que cette dénomination est fausse et, se basant sur la situation qu'occupent les crochets en position morphologique, appelle la racine antérieure (garde) postérieure et la postérieure (manche) antérieure). Il en résulte une inévitable confusion. En réalité, les racines du crochet, tirées par la contraction des muscles du rostre, basculent et font pénétrer la lame dans les tissus de l'hôte en l'abaissant, tandis que le manche a une tendance à se relever. Suivant les espèces, l'organe en question pivote plus ou moins et il est souvent bien difficile d'apprécier la situation antérieure ou postérieure des racines.

Dans ces conditions, mieux vaut encore adopter la vieille dénomination de lame, garde et manche, quoique la comparaison qu'elle évoque soit exacte seulement pour une catégorie

de Ténias ; il sera seulement nécessaire de ramener par la pensée la forme décrite au crochet de *T. serrata*.

Il est superflu d'ajouter que la méthode de comparaison des crochets est inapplicable aux espèces inermes. Pour ces dernières, la difficulté d'identification d'un cystique est grande ; le scolex et les ventouses augmentent considérablement de taille en se développant chez l'hôte définitif ; tout au plus peut-on noter l'aspect général de la tête. Les crochets de l'hexacanthé, restés sur le cystique, ne peuvent guère être utilisés comme moyen de diagnostic ; leur forme est toujours à peu près la même et leurs dimensions ne varient pas considérablement. Aussi devra-t-on se tenir sur une prudente réserve avant d'affirmer la correspondance des formes larvaires et adultes, lorsqu'il s'agira d'un Ténia inerme.

II. — Méthode expérimentale

Elle consiste, partant d'un point quelconque du cycle, à infester les hôtes définitif et intermédiaire, en se rapprochant le plus possible des conditions naturelles, jusqu'à ce qu'on soit revenu au point de départ et que le cycle ait été fermé complètement.

Des constatations sur le cycle évolutif de divers Helminthes avaient déjà été faites par ABBILGAARD (1770), STEENSTRUP (1842), VAN BENEDEN (1850 *a*). Je laisse de côté ces considérations historiques, qu'on trouvera exposées tout au long par BRAUN (1894-1900) et par MONIEZ (1880), pour ne retenir que l'expérience fondamentale de KUCHENMEISTER. Cet auteur, médecin à Zittau (Saxe), donna (1851) le *Tænia serrata* Goeze à des Chiens en leur faisant absorber des *Cysticercus pisiformis* Zeder de Lapin. Dans la suite, KUCHENMEISTER lui-même, VON SIEBOLD et surtout LEUCKART (1886) procédèrent de même avec d'autres Ténias et découvrirent un certain nombre de cycles évolutifs.

Depuis cette époque, l'expérimentation est considérée comme pouvant seule donner la preuve irréfutable de la concordance des formes larvaire et adulte d'une espèce.

STILES a insisté à plusieurs reprises (1856-1896 *a*) sur la supériorité de cette technique sur la précédente ; les cycles évolu-

tifs sont, dit-il, « known or supposed » suivant qu'on a employé la méthode expérimentale ou l'autre. Elle nous enseigne, en outre, les conditions dans lesquelles s'infestent les animaux ; conditions variables suivant les saisons, suivant l'âge ou le développement des hôtes, aussi intéressantes pour le Naturaliste qu'utiles pour le Médecin et le Vétérinaire qui en tirent de précieuses indications prophylactiques.

Il ne faut cependant pas oublier que les circonstances dans lesquelles on se place pour expérimenter sont plus ou moins artificielles et forcent toujours la Nature. J'ai, par exemple, avec des infestations en masse, réussi à faire développer l'*Hymenolepis* des Muridés chez le Campagnol. Il ne faudrait pas en conclure que ce Rongeur est l'hôte normal du Ver. Il n'en est jamais porteur dans les conditions de la vie normale, et, sans les fortes doses absorbées, serait resté indemne. J'ai obtenu, au contraire, des Ténias en abondance, en opérant avec la même technique chez le Rat qui héberge ordinairement le Cestode en question.

Voyons maintenant les résultats obtenus dans le groupe qui nous occupe par l'une et l'autre méthode.

1. — Cycles évolutifs connus par la méthode morphologique

Le tableau suivant résume nos connaissances à ce sujet. J'ai essayé de noter, pour chaque Helminthe, le nom de la larve lorsqu'il existe, conformément ou non à la nomenclature de VILLOT, et l'animal servant d'hôte intermédiaire. Mais, pour cette dernière indication, je me heurte à une grosse difficulté. Les descriptions de Cysticercoïdes sont souvent anciennes ; les classifications ont été remaniées et enrichies de nouveaux individus, il s'ensuit que les types signalés comme hôtes intermédiaires ne cadrent plus avec la nomenclature actuelle. C'est ainsi que *Glomeris limbatus* hébergeant, d'après VILLOT, *Staphylocystis bilarius* et *micracanthus* est une vieille espèce de Latreille sur le sens de laquelle on n'est pas absolument fixé. On l'a mise en synonymie avec *Gl. marginata* Villiers. Je dois ce renseignement à l'obligeance de M. W. BROLEMAN de Pau. Pour les Crustacés qui jouent un rôle si important dans l'étude qui

nous occupe, les changements ont été aussi considérables et, vu la difficulté de se procurer les préparations originales des auteurs, il est à peu près impossible de s'y reconnaître maintenant. LÜHE (1910) n'a pas hésité cependant à moderniser un certain nombre de noms, mais sans fournir d'indication bibliographique, ce qui augmente encore la difficulté ; de plus, MRAZEK a fait connaître (1896) que la plupart des *Cysticercoïdes* ne se bornent pas à un seul hôte, mais en utilisent plusieurs, probablement suivant leur répartition géographique ; enfin un certain nombre de ces formes larvaires n'ont été vues qu'une seule fois et leur identité est parfois mise en doute. C'est assez dire combien cette étude aurait besoin d'être reprise méthodiquement par l'expérimentation.

Comme il n'entre pas dans le cadre de mon travail de pousser plus avant la bibliographie de cette question, j'ai donné les indications originales les plus importantes ; lorsqu'elles manquent on se reportera aux travaux de MRAZEK ainsi qu'aux ouvrages de BRAUN (1894-1900) et de LÜHE (1910).

2. — Cycles évolutifs déterminés par l'expérimentation

Voici les cycles évolutifs déterminés par l'expérimentation. Nous avons déjà eu occasion d'en voir quelques-uns à propos de la classification des cystiques. Je les résume brièvement, me réservant de revenir dans les chapitres suivants sur ceux qui feront l'objet de mes recherches.

Echinocotyle Rosseteri R. Blanchard, 1891. ROSSETER, à Canterbury, a trouvé le cysticercoïde chez *Cypris cinerea* Brady, dans la proportion de 2 pour 100 environ. En faisant avaler des Ostracodes par un jeune Canard, il a obtenu une infestation duodénale (1891). *Drepanidotania venusta* (ROSSETER, 1896) a été obtenu expérimentalement chez le canard par ROSSETER (1897 a) en lui faisant absorber le plankton d'une mare où se trouvaient des *Cypris cinerea* Brady hébergeant le cysticercoïde dans la proportion de 6 pour 1000.

Hmenolepis gracilis, *H. coronula* et *H. tenuirostris* pourraient être considérés à la rigueur comme ayant été obtenus expérimentalement par ROSSETER (1897 b), qui, dans l'expé-

rience précédente, a infesté involontairement d'autres canards avec ces trois espèces, ou, plus exactement, a trouvé les Cestodes à leur autopsie. Ces expériences manquent un peu de précision : elles fournissent néanmoins de précieuses indications sur le cycle des Ténias en question.

Hymenolepis anatina (Krabbe, 1869). Le Cysticercoïde, vu par Mrázek chez *Cypris compressa* Baird et *Cypris incongruens* Ramd. (1891) a été à nouveau étudié par Schmidt (1894) qui a infesté expérimentalement *Cypris ovata* Jur. Nous avons déjà vu la façon dont se développe l'embryon. On peut trouver chez le même Crustacé des larves à divers stades, contrairement à ce qu'ont observé GRASSI et ROVELLI pour *Dipylidium*. Cela tient, dit SCHMIDT, à ce que l'Ostracode a absorbé plusieurs œufs, soit successivement et à intervalles plus ou moins éloignés, soit simultanément ; mais il faut admettre alors qu'à l'intérieur même de leur hôte ils trouvent des conditions biologiques différentes suivant la région du corps qui les héberge, d'où vitesses d'évolution inégales.

Le cysticercoïde se développe en 13 jours pendant l'été ; en saison froide, il lui faut parfois 3 semaines pour arriver à maturité. L'auteur pense que c'est là une règle pour tous les cystiques d'hôtes à température variable, par opposition aux larves de Cestodes parasitant les animaux à sang chaud ; non influencés par les conditions climatiques extérieures.

Les Crustacés semblent peu incommodés par leurs parasites. Contrairement à ce qui se passe chez les *Cyclops* et les petites espèces de *Cypris* porteurs de Cysticercoïdes, où les embryons occupent la place des ovaires, on n'observe chez *Cypris ovata* aucune castration parasitaire. Les femelles mènent à bien la maturation de leurs œufs.

Le développement d'autres Cestodes de ce groupe a été suivi plus ou moins complètement, nous y reviendrons dans les chapitres suivants, on connaît :

Un cystique de *Dipylidium* (?) évoluant expérimentalement chez *Athene noctua* Gray, d'après MARCHI (cf. ch. VI).

Le développement de *Davainea proglottina* chez les Limaces GRASSI et ROVELLI (cf. ch. VI).

Celui de *Dipylidium caninum* chez *Ctenocephalus canis* d'après GRASSI et ROVELLI (cf. ch. III).

Celui d'*Hymenolepis diminuta* chez divers Insectes, d'après GRASSI et ROVELLI (cf. ch. IV).

Celui d'*Hymenolepis fraterna* (syn. *H. murina*) dans les villosités intestinales du Rat, d'après GRASSI et ROVELLI cf. ch. V).

Celui de *Davainea Cesticillus* aurait été vu par ACKERT (cf. ch. VI).

Celui de *Davainea infundibulum* par GUTBERLET (cf. ch. VI).

Telles sont, rapidement résumées, nos connaissances sur les *Hymenolepis*, *Dypilidium* et genres voisins. On a pu constater l'énorme disproportion qui existe entre le nombre des espèces décrites, trop souvent d'une façon incomplète, et le peu que nous savons de leur biologie. La faute en est à la difficulté de se procurer des matériaux en bon état et aux multiples écueils de l'expérimentation helminthologique.

CHAPITRE II

TECHNIQUES EMPLOYÉES DANS LA MÉTHODE EXPÉRIMENTALE

ARTICLE PREMIER

Généralités

En dehors de publications de LEUCKART, de MONIEZ, de GRASSI et de leurs élèves, l'helminthologie expérimentale a suscité peu de travaux ; c'est sans doute la raison pour laquelle ses techniques, exposées partiellement dans divers mémoires et ouvrages classiques, paraissent assez mal connues. Il ne me semble donc pas superflu de consacrer un chapitre à décrire la façon dont j'ai procédé à mes recherches : elles seront ainsi plus facilement contrôlables et critiquables par d'autres, auxquels je serai heureux d'éviter les tâtonnements de mes débuts.

Nous avons déjà défini la méthode expérimentale : elle consiste à suivre le cycle évolutif d'un Céstode en infestant ses divers hôtes successivement, jusqu'à ce que l'on ait obtenu la forme dont on était parti. Soit, par exemple, les œufs mûrs d'*Hymenolepis diminuta*, on les fait absorber par *Ceratophyllus fasciatus* ; l'évolution du Cysticercoïde est suivie dans la cavité générale de la puce ; lorsqu'il est développé, on fait avaler cet insecte à un Rat ; le Ténia adulte doit alors grandir dans l'intestin du Rongeur et émettre enfin les œufs dont nous sommes partis.

C'est là une méthode idéale ; malheureusement elle présente d'énormes difficultés dans bien des cas, aussi l'on se contente souvent d'établir une moitié du cycle : infestation, soit de l'hôte définitif par un cystique, c'est « la prova » de GRASSI et ROVELLI

(1892), soit de l'hôte intermédiaire par les œufs du Cestode adulte c'est « la controprova ».

Ces auteurs avaient déjà remarqué « che questa controprova riesce molto più difficilmente della prova ». Plus récemment E. BRUMPT, reprenant les expériences de Leuckart, a pu donner facilement *Tænia crassicollis* Rud. au Chat, en lui faisant avaler des *Cysticercus fasciolaris* Rud. mûrs; mais sur une grande quantité de Rats et de Souris ayant absorbé des anneaux de *T. crassicollis*, il n'a obtenu qu'un ou deux succès, et encore il s'agit peut-être d'une infestation spontanée (Communication orale du Pr. BRUMPT). Pour moi, je n'ai eu que trop souvent l'occasion de vérifier combien il est difficile de faire développer le Cystique chez un hôte intermédiaire.

L'infestation de l'un des deux hôtes seulement est suffisante pour prouver zoologiquement la concordance des formes adulte et larvaire; elle établit d'une façon irréfutable l'identité d'une espèce. Biologiquement, cette manière de faire présente des lacunes, en ce qu'elle ne nous renseigne pas complètement sur les rapports de l'hôte avec son parasite; nous y reviendrons plus loin.

On ne peut expérimenter au hasard sur n'importe quel animal: il est nécessaire d'émettre au préalable une hypothèse qui permette d'orienter les recherches.

Lorsqu'il s'agit de trouver l'hôte définitif en partant du cycle d'une forme larvaire, la chose est relativement aisée. Nous avons vu, au chapitre précédent, tout le parti que l'on pouvait tirer de la méthode morphologique en comparant les scolex de cystiques avec ceux d'adultes. Par contre, l'opération inverse est beaucoup plus délicate. Il n'y a aucune règle pour trouver les hôtes intermédiaires d'un Cestode et l'helminthologiste ne doit compter que sur sa propre sagacité et sur son esprit d'observation. GRASSI et ROVELLI (1892) ont donné quelques indications générales à ce sujet: chercher d'abord des hôtes définitifs infestés en des localités aussi diverses que possible et, par l'étude comparée des faunes, éliminer les espèces qui manquent à certains endroits. Les animaux enfermés dans les enclos sont plus faciles à observer se trouvant en contact avec une faune moins variée. A cela, j'objecterai que les hôtes intermé-

diaires sont souvent multiples ; par exemple l'*Hymenolepis diminuta* est fréquent dans la région parisienne et cependant la plupart des espèces décrites par les auteurs italiens comme hébergeant son cysticercoïde sont méditerranéennes. J'estime au contraire qu'il est intéressant de se demander dans des cas semblables quels sont les remplaçants des formes parasitées existant dans un autre pays. Des études de cet ordre, faites sous divers climats, nous conduiraient peut-être à des conclusions générales très instructives.

A mon avis, les investigations doivent porter sur le genre de nourriture et sur les ectoparasites. C'est par l'étude minutieuse de l'un et des autres qu'on a le plus de chance de découvrir la cause de l'infestation. Vu la difficulté de cette recherche, je crois que pour établir un cycle, il faut partir non d'un Cestode adulte, mais d'un hôte intermédiaire trouvé parasité dans la nature : on cherche alors l'animal chez lequel se développe le Ténia ; avec les œufs de ce dernier, on infeste la forme qui hébergeait le cystique, puis des espèces voisines, ensuite plus éloignées, pour connaître la spécificité parasitaire du Cestode étudié. Toutefois, comme je l'ai déjà dit, on peut arriver en forçant la nature, à infester des êtres qui n'ont que peu de chances par leur habitat ou leur mode de vie, de jouer un rôle efficace dans la propagation du Ténia ; c'est là l'écueil de la méthode et l'art de l'expérimentation consistera à se tenir dans les limites de la vraisemblance.

ARTICLE II

Préparation des animaux d'expériences

Les hôtes à infester doivent remplir les conditions suivantes.

S'il s'agit d'animaux hébergeant d'une façon fréquente dans la nature le Cestode étudié, les plus grandes précautions sont nécessaires pour les conserver indemnes jusqu'à l'expérience. Ils devront être nés au laboratoire ; on s'assurera par l'autopsie que leurs pères et mères ne seront pas parasités. Dans certains cas, il sera bon de les élever avec une véritable technique

bactériologique : stérilisation des aliments, filtration de l'eau de boisson, flambage des cages ou instruments devant se trouver en contact avec eux. Pour les bocaux et cuves de verre qui ne peuvent être flambés, je me sers de désinfectants énergiques ou de corrosifs qui pénètrent à travers les coques d'œufs. Les acides minéraux conviennent très bien, mais, vu la difficulté de leur manipulation, je préfère les solutions d'hypochlorites alcalins, tels que l'eau de Javel. Comme le titre de ces dernières varie dans de grandes proportions suivant les marques commerciales et que leur activité change avec le temps, il est nécessaire de les doser avant l'emploi, si l'on veut connaître leur force. Celles dont je me suis servi titraient de 21° à 23°. Je rappelle qu'un degré chlorométrique correspond à un litre de chlore dégagé, de densité 3,18 : ainsi un litre d'extrait de Javel titrant 22° dégage 22 litres de chlore soit $(22 \times 3,18)$, 69 gr. 96.

Il peut arriver que les parents des animaux sur lesquels on désire expérimenter soient infestés. Les petits doivent être considérés comme suspects : on isolera les femelles pleines dans des cages flambées et, dès quelles cesseront d'allaiter, on les sacrifiera ; l'élevage ne sera conservé que si elles sont indemnes. En procédant ainsi pour mes expériences avec l'*Hymenolepis* des Rats je suis arrivé à purifier par isolements successifs des souches primitivement parasitées ; plusieurs fois cependant j'ai eu des contaminations, aussi je considère que les hôtes très réceptifs doivent être étroitement surveillés avant les expériences.

Dans le cas d'animaux impossibles à élever en captivité, on les infeste lorsqu'on se les procure et on tâche de les faire vivre pendant un temps variable ; puis s'il y a plusieurs individus, ils sont sacrifiés en série tous les deux ou trois jours et doivent montrer des parasites de plus en plus développés ; bien entendu, on les traite avec les précautions mentionnées ci-dessus. Cette façon d'expérimenter n'a de valeur qu'en cas de réussite surtout si on ne connaît pas l'âge de l'hôte ; il faut compter, en effet, avec l'immunité pouvant être acquise à l'état adulte ou par parasitisme antérieur et qui peut occasionner des insuccès.

Méthodes d'élevage

Voici la façon dont j'ai procédé pour élever les Insectes, notamment les Puces, qui ont fait l'objet de mes recherches.

Les Ténébrionides, Forficulides, Blattes, Pyrales de la farine s'élèvent sans grandes difficultés, excepté que les Blattes femelles meurent souvent après avoir pondu leur oothèque. On garnit le fond du bocal avec du son ou de la terre humide parsemée de cailloux, suivant l'habitat naturel de l'insecte. Comme nourriture je leur donne du pain d'épices trempé dans l'eau; ceux qui vivent dans le son ou la farine se suffisent à eux-mêmes.

Pour les Puces, l'élevage est plus difficile; j'emploie deux méthodes suivant la quantité d'insectes dont je dispose, car c'est généralement des adultes que l'on part. Pour les petits élevages, j'ai recours à celle que j'ai vue employer par E. BRUMPT. On met à l'étuve, vers 25°, un bocal contenant une souris nouveau-née avec les puces. Le fond est garni de son où évolueront des larves. L'animal nourrisseur vit ainsi pendant quelques jours après quoi il doit être remplacé par un autre. De cette façon il n'y a pas de déchets dans l'élevage, mais il faut disposer de beaucoup de jeunes souris.

Si le nombre d'adultes est suffisant, j'utilise un autre procédé. Je les place dans une cuve de verre dont le fond est également garni de son, avec un rat adulte. Pour éviter que cet animal ne détruise un nombre trop considérable d'insectes, je lui sectionne les incisives supérieures tous les cinq ou six jours, à mesure qu'elles repoussent. L'extraction des dents est à éviter, car elle provoque de grands délabrements accompagnés d'hémorragies qui entraînent souvent la mort. On peut se dispenser de cette opération dans les grands élevages. Le rat est nourri avec des aliments faciles à mastiquer : pain mouillé, blé cuit, etc. Il vit ainsi pendant un temps variable, de quelques jours à plusieurs semaines, suivant le nombre de parasites qui le sucent. Les larves éclosent et se développent dans le son. Pour les expériences de précision, il y a avantage à remplacer

ce produit par de la sciure de bois tamisée ; les cocons des nymphes s'y voient plus facilement, malheureusement on ne peut en mettre que dans des bocaux ne contenant plus de rat, car elle absorbe mal les déjections du Rongeur et il se produit des fermentations qui font périr les insectes. Il est bon de répandre dans la cuve un peu de sang desséché, surtout si les adultes sont peu nombreux, leurs déjections ne suffisant plus à nourrir les larves.

Pour la récolte, on étale sur un carton le son ou la sciure par petites quantités ; les larves sont saisies au moyen de deux petits morceaux de papier-filtre tenus dans chaque main et chargées sur l'un d'eux, il faut éviter de les toucher avec des instruments métalliques qui les blessent. Parfois des adultes de l'élevage s'échappent pendant cette opération, aussi est-il prudent d'opérer avec des blouses serrées aux poignets et de mettre sur la table une couverture de laine blanche dans les filaments de laquelle s'embarassent les insectes qu'on peut alors rattraper facilement. Je conserve les adultes en expérience dans des tubes à essais bouchés au liège, avec un morceau de papier filtre au fond. Pour saisir l'animal, j'introduis dans le tube un fil de platine monté de bactériologiste dont l'extrémité a été trempée dans le baume du Canada. La Puce touchée se colle immédiatement au fil.

La réussite de ces élevages dépend essentiellement des espèces étudiées et cette question m'amène à envisager leur spécificité parasitaire. Chaque Puce est-elle limitée à un seul animal ou bien peut-elle prendre ses repas sur un grand nombre d'êtres différents ? Un certain nombre d'auteurs notamment TIRASBOSCHI (1904-1907) et les membres de la Commission anglaise pour l'étude de la peste aux Indes (1906), ont entrepris à propos de cette maladie, des recherches sur la biologie des Puces. Dans leurs travaux on trouve l'énumération des hôtes de chaque espèce de Puce et réciproquement. C'est ainsi que le Surmulot en héberge quatorze différentes, d'après TIRABOSCHI ; d'autre part *Pulex irritans* L. se trouve sur l'Homme, le Chien, le Chat, le Renard, le Chacal, le Lapin, le Rat, le Cheval, le Poulet.

Cette liste plaide fort en faveur de l'ubiquité parasitaire.

Expérimentalement, on peut d'ailleurs nourrir ces Insectes sur plusieurs animaux. GAUTHIER et RAYBAUD (1910) ont fait piquer l'Homme par *Ceratophyllus fasciatus* (Bosc) du Rat. E. BRUMPT (1913) est arrivé au même résultat avec quelque difficulté ; il a de plus élevé plusieurs espèces sur le Rat. Personnellement, j'ai nourri *Pulex irritans* (L. 1758), *Xenopsylla cheopis* (ROTHSCHILD, 1904), *Ctenocephalus canis* (Curtis, 1826), *Ceratophyllus fasciatus* (Bosc, 1801), sur Homme, Rat et Cobaye. A l'exception de *C. fasciatus* qui ne pique volontiers que le Rat, les autres ont pris leurs repas facilement. *Leptosylla musculi* (Dugès, 1832) a été élevée seulement sur Rat et Souris.

Cependant, poursuivant mes expériences, je me suis convaincu que leur réussite était moindre qu'elle ne le paraissait d'abord. La plupart du temps, en effet, les élevages sont ainsi institués. Des Puces adultes sont capturées, s'étant déjà nourries à leur choix, et fécondées. La ponte s'opère en captivité et les Insectes continuent à vivre sur l'animal qui leur est offert. Pendant ce temps les larves éclosent, évoluent et de nouveaux adultes apparaissent. Ils ne peuvent, comme ceux de la génération précédente, prendre leur repas dans la nature et sont obligés de se contenter du Rat mis à leur disposition. Les accouplements deviennent alors rares ainsi que les pontes, et l'élevage commence à périliter, faute d'avoir pu se nourrir, au moins une fois, sur son hôte préféré. Dans les listes d'animaux porteurs de Puces mentionnés ci-dessus, il y a donc à distinguer celui qui nourrit simplement son parasite et celui qui permet sa reproduction. Cette notion n'a d'importance que pour l'étude biologique des Insectes, elle n'influe en rien sur le mécanisme de la transmission pesteuse.

D'ailleurs, dans les conditions habituelles, on n'observe guère, sur chaque animal, que les Parasites qui lui sont propres. Sur 221 puces recueillies exclusivement sur l'Homme dans de bonnes conditions en France et à l'étranger, j'ai trouvé une seule fois *Ctenocephalus canis*, les autres étant *Pulex irritans* ⁽¹⁾. Par contre, j'ai eu l'occasion d'observer une personne couverte de *Ctenocephalus canis*, après avoir pénétré dans un

(1) M. le Professeur BRUMPT et M. H. BENOIT-BAZILLE ont bien voulu mettre leurs collections à ma disposition pour cette statistique.

appartement vide depuis plusieurs mois, où avait séjourné précédemment un chien. Il s'agit évidemment dans ce cas exceptionnel d'insectes affamés qui se sont précipités sur le premier hôte en passant à leur portée. Dans les chenils, j'ai toujours récolté *Ctenocephalus canis*. La statistique suivante que j'emprunte au Service Sanitaire maritime d'Alger confirme mes observations. Sur 354.796 Rats de diverses espèces capturés du 1^{er} juin 1908 au 31 décembre 1913, on a récolté :

<i>Xenopsylla cheopis</i> (Roth, 1904)	4.047
<i>Ceratophyllus fasciatus</i> (Bosc, 1801). . . .	1.445
<i>Leptopsylla musculi</i> (Dugès, 1832)	1.496
<i>Ctenocephalus canis</i> (Curtis, 1826)	180

En somme, *Pulex irritans* est une Puce de l'Homme, *X. cheopis* de l'Homme et du Rat, *C. fasciatus* du Rat, *Ct. canis* du Chien et des espèces voisines de carnivores. Je lui signale, à ce propos, un hôte que je crois nouveau : le Cynhyène, *Lycan pictus* Rüpp. J'ai observé un de ces animaux, à Kankan (Haute-Guinée française) qui en était couvert. Il vivait en semi-liberté autour de mon habitation et a pu se contaminer au contact des Chiens plus ou moins métissés de Chacal du voisinage.

ARTICLE III

Infestation des animaux d'expérience

1. — Hôtes définitifs

C'est surtout à eux que s'applique le principe exposé plus haut, lorsque l'animal ne peut être élevé en captivité ; l'autopsie en série d'individus infestés expérimentalement. Il est en effet relativement facile de suivre le développement du Ver rubané dans leur intestin. Généralement, au bout de cinq ou six jours, le cou et les premiers anneaux sont formés, puis l'ébauche des organes génitaux apparaît vers le neuvième et ainsi de suite. L'époque de choix pour l'infestation est peu après le sevrage pour les Mammifères et quelques jours après

la naissance pour les Oiseaux ; d'une façon générale lorsque le régime alimentaire définitif est établi. J'ai trouvé *Davainea cesticillus* (MOLIN, 1858) complètement développé chez des Poussins de 24 jours.

Le matériel infestant doit être parfaitement mûr. La longévité des Cystiques après la mort de leur hôte paraît variable suivant les conditions de température et d'humidité, et, probablement aussi, suivant les espèces, car elle n'a guère été étudiée que pour les cysticerques des viandes de boucherie dans un but hygiénique. Ils seront absorbés tels qu'on les trouve dans la nature. On fera bien de les utiliser dans le plus bref délai. GRASSI a remarqué que le Chien s'infeste de *Dipylidium caninum* en avalant des Pucés parasitées, tandis qu'il reste indemne, si on lui donne les cysticercoïdes isolés de la cavité générale de l'Insecte.

2. — Hôtes intermédiaires

La pénétration du Cestode dans l'intestin de son hôte définitif est d'un mécanisme simple : absorption alimentaire et acheminement dans les voies digestives jusqu'au lieu d'élection où se fixera le scolex. De plus, à part une exception que je néglige ici, seuls les Vertébrés hébergent des Cestodes. L'infestation des hôtes intermédiaires est autrement complexe ; ils appartiennent à presque tous les embranchements de la série animale et leurs parasites se logent dans des organes divers, accomplissant parfois des migrations ; tels *Cysticercus pisiformis* Zeder qui séjourne dans le foie du Lapin avant de gagner le péritoine. Certains, notamment les Arthropodes, subissent, au cours de leur existence de profonds changements morphologiques et biologiques qui influent sur le cystique. Nous allons en voir des exemples dans les chapitres suivants. Parfois ils ne peuvent s'infester qu'à un moment de leur existence ; soit pour des raisons matérielles tenant à la conformation de leurs pièces buccales, soit pour des motifs qui nous échappent. Parfois aussi le développement du Ver est lié aux métamorphoses de l'Arthropode, d'autres fois il évolue d'une façon indépendante. Suivant les climats et la répartition géographique des animaux,

le rôle de tel hôte intermédiaire devient prépondérant ou secondaire. Les saisons favorisent ou empêchent le parasitisme. En un mot, l'étude des larves de Cestode dans leurs rapports avec l'animal qui en est porteur, présente le plus vif intérêt biologique et économique, c'est pourquoi j'insistais plus haut sur la nécessité de l'observer.

Examinons quelles conditions doivent remplir le matériel et les hôtes intermédiaires à infester. Nous limiterons ceux-ci à la classe des Insectes, la seule dont je me sois occupé.

A. MATÉRIEL. — Il peut se présenter sous deux formes, suivant que les œufs sont déjà répandus dans les selles ou encore contenus dans les anneaux. MONIEZ (1880) a insisté sur la nécessité de bien vérifier le contenu des proglottis. « Il est rare que, dans l'intestin même, un anneau puisse être blessé au point de perdre ses œufs mais ceux-ci s'échappent par la solution de continuité produite à l'extrémité d'un anneau, chaque fois que, pour une cause ou pour une autre, l'anneau se détache ». Une série de plusieurs proglottis peut ainsi se vider par l'ouverture du dernier, faite lors de la précédente expulsion. DUJARDIN a montré que les anneaux perdent leurs œufs en rampant sur le sol ; de même dans l'intestin, l'enveloppe peut arriver vide ou presque vide à sa sortie de l'anus. En donnant des proglottis bourrés de tout leur contenu à des animaux, LEUCKART et MONIEZ ont observé des accidents graves ; aussi ce dernier recommandait-il de les vider et de mélanger ensuite un nombre pas trop considérable d'œufs à une boulette de pain qu'on fait avaler à l'animal.

En parlant ainsi, Moniez n'a en vue que les Vertébrés porteurs de Cystiques. Pour les Arthropodes qui nous occupent, ces inconvénients ne sont pas à craindre ; ils hébergent un grand nombre de parasites sans en paraître incommodés, on peut donc leur donner des doses massives. Néanmoins, il est essentiel de s'assurer de la qualité du matériel. Voici comment je procède : Je me procure, soit dans les selles, soit par l'autopsie, des anneaux mûrs que je dilacère sur une lame, dans une goutte d'eau physiologique ; pour ceux du type *Dipylidium* qui sont de véritables sacs à capsules ovigères, il est préférable de vider doucement l'enveloppe par de légères pres-

sions exercées longitudinalement avec le dos d'un scalpel. Le produit est examiné à grossissement moyen, de façon à s'assurer que les coques des œufs sont bien formées, et l'embryon bien développé. En chauffant très peu la préparation, quelques-uns de ces derniers présentent parfois des mouvements actifs et cherchent à s'échapper de leurs enveloppes ; on peut alors employer le matériel. Je considère cet examen comme indispensable, souvent les derniers anneaux d'une chaîne, paraissant mûrs, ne contiennent en réalité que des œufs non encore susceptibles de développement et il est nécessaire de faire un certain nombre d'autopsies avant de trouver des proglottis à point. D'autre part, ceux qu'on recueille dans les selles sont, comme Moniez nous l'a appris, fréquemment vidés de leur contenu.

Malgré ces précautions, il arrive parfois que des œufs paraissant mûrs à l'examen microscopique et montrant même des embryons hexanthes mobiles à leur intérieur, n'évoluent pas chez des hôtes intermédiaires sensibles et qui présentent les conditions requises pour l'infestation. La cause de ces insuccès nous échappe : pour essayer d'y remédier, du moins en partie, j'ai expérimenté, lorsque la chose a été possible, en prenant comme témoin un hôte intermédiaire connu qui a absorbé des œufs de même provenance que l'animal à essayer. Je ne compte de résultat négatif pour ce dernier que si les embryons se sont développés chez le témoin.

Le matériel obtenu, il faut l'enrober dans un excipient dont se nourriront les Arthropodes. Pour les larves de Pucés, j'ajoute un peu de sang desséché, pour les autres du pain d'épices, puis, en tout cas, une petite quantité de noir animal. Ce produit, déjà conseillé par Looss pour la culture de divers Nématodes, empêche la putréfaction sans nuire aux œufs ; de plus, il fournit de précieuses indications sur l'absorption du produit par les animaux dont l'appareil digestif se colore en noir et peut même être vu ainsi par transparence à l'état vivant chez les larves. Le tout est intimement mêlé et forme une bouillie qui sèche rapidement. Elle est introduite dans les récipients. Lorsqu'il s'agit de larves de Pucés, j'y mets également de la sciure de bois comme substratum et pour faciliter le tissage des cocons. Le tube contenant les animaux est placé lui-

même dans une éprouvette où une boulette de coton imbibée d'eau entretient l'humidité. Pour les autres Insectes, je les infeste séparément chacun dans un petit local et ne les remets dans l'*Insectarium* qu'après qu'ils ont consommé le matériel.

Dans certains cas, lorsqu'on expérimente avec des Cestodes de l'Homme ou d'animaux impossibles à sacrifier, on est obligé de se contenter des œufs évacués avec les selles. Mais ils sont répartis dans toutes les parties de la selle et il importe de les concentrer sous un volume aussi réduit que possible. Il existe en coprologie un certain nombre de méthodes ayant pour but de faciliter la recherche microscopique des œufs d'Helminthes par l'enrichissement des matières fécales. LANGERON (1916, p. 597) en cite un certain nombre et finalement adopte une modification de la technique de TELEMANN consistant en la dilution des matières, suivie de tamisage, après quoi on traite par l'acide chlorhydrique, l'éther et on centrifuge. On obtient ainsi quatre couches dans le tube : L'éther chargé de graisses et de matières colorantes, une épaisse couche de liquide acide et coloré, une épaisse couche formée de détritits non figurés et non déterminables, enfin le culot renfermant les parties lourdes : débris végétaux, kystes de Protozoaires, œufs d'Helminthes. Cette méthode sur laquelle je reviendrai à propos de l'*Hymenolepis nana*, excellente pour le diagnostic, est malheureusement inapplicable pour l'expérimentateur, car l'acide chlorhydrique et l'éther risqueraient d'altérer les embryons. Aussi faut-il supprimer ces deux temps de la manipulation. Une parcelle de matières est donc agitée avec des billes de verre dans l'eau physiologique, puis tamisée, et le liquide centrifugé ; la portion inférieure du culot renferme les œufs. Ainsi modifiée, la technique fournit une concentration moins parfaite, elle m'a suffi néanmoins pour mes expériences. On sait que les œufs de divers animaux : Batraciens, Echinodermes, Rotifères, Insectes, etc., soumis à la centrifugation, ne sont pas influencés à des vitesses excessives ; il doit en être de même pour un embryon hexacanthé, déjà différencié. C'est, en effet, ce que m'a prouvé l'expérience. Le traitement subi n'altère aucunement le matériel infestant.

B. INSECTES. — Voyons maintenant quelles conditions doivent réaliser les insectes.

Les adultes absorbent sans difficultés le repas qui leur est offert, surtout si on les a fait jeûner depuis un jour ; ceux qui vivent sous des climats chauds peuvent être mis à l'étuve vers 25°.

Il n'en est pas de même pour les larves. Elles ne se nourrissent que pendant la croissance ; puis arrivées à une taille maxima, elles vidant leur tube digestif et se préparent à nympher. On devra donc éviter de les choisir à ce moment. Les larves de puces surtout donnent des mécomptes ; il faut rejeter toutes celles qui ont pris une coloration blanchâtre. De plus, suivant une règle observée chez les insectes de divers groupes dont j'ai fait l'élevage, il semble que la captivité ou le changement d'habitudes hâte la métamorphose, qui d'ailleurs échoue souvent dans ces cas et entraîne la mort. Enfin, les larves trop jeunes sont excessivement délicates et succombent la plupart du temps dans les conditions expérimentales. Le choix des sujets est donc difficile à faire et il faut compter sur un fort pourcentage de pertes dans les infestations.

ARTICLE IV

Examen des Animaux d'expérience et des Parasites

I. — Etude du développement d'un cysticercoïde

Les animaux étant infestés, il s'agit de suivre le développement du cysticercoïde sans leur cavité générale. Pour les premiers stades, on utilisera surtout les petites larves ; dès que le cystique commence à être visible à la loupe, on peut l'étudier sur des animaux plus grands.

Les méthodes sont les suivantes :

Pour les petits animaux, examens par transparence ou en coupes sériées. Les premiers peuvent se faire dans le lactophénol de Amann, qui éclaircit bien les téguments chitineux de l'Insecte, mais altère rapidement ceux des Cestodes, comme d'ailleurs de tous les Plathelminthes. Il ne peut être employé que pour les préparations qui ne doivent pas être conservées.

Pour faire des préparations permanentes, on fixe et on monte dans le baume du Canada par les procédés habituels. Les embryons sont parfois impossibles à voir lorsqu'ils sont cachés au sein des masses adipeuses ou entre les organes de l'hôte.

Les coupes sériees donnent des résultats plus précis. Les larves se laissent débiter assez facilement, les Pucés adultes occasionnent assez souvent des mécomptes. J'ai utilisé, avec quelques modifications, les procédés recommandés par la Commission anglaise pour l'étude de la peste aux Indes (1906), et par STEPHENS et CHRISTOPHERS (1908, p. 113) pour la recherche des parasites paludéens chez les Moustiques. Voici comment j'ai procédé :

- 1° Fixation dans le liquide de Duboscq-Brasil ⁽¹⁾ ;
- 2° Déshydratation assez rapide ;
- 3° Passage dans la celloïdine à 2 ou 4 pour 100 pendant un jour ;
- 4° Passage dans la celloïdine de consistance sirupeuse pendant un jour ;
- 5° Passage dans l'huile de Cèdre. L'objet est placé dans un verre de montre rempli de ce liquide, et débarrassé de sa gangue de celloïdine. Je considère que la durée du séjour dans ce milieu doit être de douze heures au moins. Il agit, en effet, non seulement comme intermédiaire entre le précédent et le suivant mais peut-être aussi comme ramollissant de la chitine. En tous cas, son action prolongée facilite les coupes ;
- 6° Bain de paraffine pendant une heure au maximum ;
- 7° Inclusion.

Les cysticercoïdes déjà avancés dans leur développement peuvent s'isoler par dissection de l'Insecte sous le microscope binoculaire. On les examine à l'état frais, ou colorés, on peut également les débiter en coupes par les techniques habituelles.

Il y a intérêt à faire des coupes épaisses de 8 à 10 μ ; on se rend ainsi plus facilement compte de la forme du parasite et surtout les crochets de l'hexacanthé ont moins de chances d'être sectionnées et rendus méconnaissables.

(1)	Alcool à 80°	150 cc.
	Formol à 40 p. 100	60 cc.
	Acide acétique crist.	15 cc.
	Acide picrique.	1 gr.

Au début, j'avais quelque peine à distinguer le parasite au milieu des tissus de son hôte et je m'étais demandé s'il ne possédait pas des éléments de structure particulière pouvant être mis en évidence par la méthode des colorations vitales, le rendant ainsi facile à repérer. Il n'en est rien ; le bleu de méthylène, l'hémalun, et l'azur II, employés suivant la technique utilisée pour la coloration vitale des microfilaires (*in* LANGERON, 1916, p. 588) ne m'ont donné que des insuccès. D'ailleurs, avec un peu d'habitude, je suis arrivé à voir dans la difficulté les parasites soit en entier soit sous les coupes.

Quant à l'*Hymenolepis* du Rat, ses cysticercoïdes se développent dans les villosités intestinales de l'hôte définitif et sont recherchés de la façon suivante. L'intestin, partagé en plusieurs portions, est étalé sur un morceau de liège, fixé, déshydraté et passé au toluène. A ce moment, la pièce s'éclaircit et on peut l'examiner au microscope binoculaire dans une boîte de Petri remplie de ce liquide. La face interne de l'intestin est tournée en dessus et couverte d'une lame qui l'immobilise. Le cystique est vu facilement par transparence. Il suffit de découper l'endroit intéressant qui sera inclus.

II. — Méthodes de coloration

Le carmin chlorhydrique donne d'excellents résultats pour la coloration en masse et renseigne très suffisamment sur la structure générale du cysticercoïde. Les coupes peuvent également être colorées par ce réactif ou par l'hémalun-éosine.

Pour les différenciations de tissus, après un grand nombre d'essais, je me suis arrêté aux méthodes suivantes. Je passe sous silence les détails de technique qu'on trouvera dans les mémoires originaux et dans les ouvrages classiques.

1^o Méthode de CURTIS (1905), dite des picro-bleus, simplifiée par LANGERON (1916, p. 702), à base de safranine, noir naphthol B., acide picrique. Les noyaux apparaissent en rouge, le tissu conjonctif en bleu-noir, le protoplasme et l'élastine en jaune. Les membranes basales et l'hyalin se colorent en même temps que la fibrille conjonctive, mais d'une manière moins intense que cette dernière.

2° Méthode de MASSON (1911), à l'hémalum, éosine, safran. Elle est basée sur l'affinité du safran pour le collagène. Les noyaux sont bleu foncé, les protoplasmes rose, rouge, saumon ou orangé suivant les cas, avec différenciations très fines ; les fibres nerveuses, élastiques ou musculaires rose franc très vif, les fibres conjonctives, l'osséine, la chondrine en jaune d'or brillant, les granulations éosinophiles rouge intense.

3° Méthode de MANN (1902, p. 216-217) au bleu de méthyle, éosine. Le tissu fibreux est coloré en bleu foncé, les muscles en rouge vif, les protoplasmes en violet ou pourpre suivant les cas. Elle donne d'excellents résultats, mais est délicate à employer. Il arrive que deux coupes, voisines sur la même lame, ayant donc subi exactement les mêmes manipulations montrent de grosses différences de teintes. Le réactif est composé de deux colorants acides, à affinités analogues par conséquent. Sans doute, l'action de l'un doit l'emporter sur celle de l'autre suivant les cas, et pour des causes minimales, telles que l'épaisseur différente des coupes.

Les deux autres méthodes m'ont aussi donné de bonnes colorations, surtout celle de CURTIS, avec laquelle je n'ai jamais eu d'échecs. Elles étaient employées pour des parasites se trouvant en place, dans la cavité générale de leur hôte, de telle sorte que les tissus de ce dernier servaient de témoins pour apprécier les résultats de la coloration. De plus, en même temps que chaque préparation de Cestode et avec les mêmes manipulations, j'ai coloré, également comme témoin, un organe de vertébré, à tissus facilement reconnaissables, généralement une coupe d'intestin. Enfin, avant d'aborder les cysticercoïdes, j'ai commencé par essayer ces techniques sur des Cestodes adultes, spécialement sur l'*Hymenolepis diminuta*.

III. — *Examen des Cestodes adultes*

Pour terminer ce chapitre de technique, j'indique comment a été pratiqué l'examen morphologique des Cestodes adultes.

Pour les tuer en extension, on peut se servir de la formule proposée par BUJOR (1901) pour les Vérétilles et appliquée par

de BEAUCHAMP aux Cestodes de Sélaciens (1903). L'eau de mer est remplacée par de l'eau physiologique, soit :

Ether	1 cc.
Formol du commerce	1 cc.
Eau physiologique Q. S. pour	10 cc.

Ce réactif doit se conserver dans un flacon parfaitement bouché pour éviter l'évaporation de l'éther, dont l'odeur doit toujours masquer celle du formol; s'il en est autrement, la solution est à rejeter. On agite le liquide avant l'emploi de façon à mettre l'anesthésique en suspension. D'après ces auteurs, il se forme, au bout de quelque temps, un précipité floconneux. Je ne l'ai jamais observé, en employant la formule modifiée comme ci-dessus, même avec une liqueur datant de seize mois et parfaitement conservée.

Si les Cestodes sont détachés de l'intestin, on les place dans un peu d'eau physiologique tiède et l'on profite du moment où ils sont en bonne extension pour les arroser avec la solution. S'ils sont encore fixés à la muqueuse, on secoue le tout dans un petit tube rempli du liquide. Les parasites se détachent et meurent étendus. Les Ténias peuvent également être tués en bonne position dans l'eau physiologique qu'on fait simplement tiédir et qu'on laisse refroidir, mais il est nécessaire de procéder lentement pour chacune de ces opérations.

Ces divers moyens m'ont donné de bons résultats, toutefois ils ne sont pas infailibles et il faut toujours compter avec quelques échecs, surtout en ce qui concerne l'évagination parfaite du rostre chez les *Hymenolepis*.

Comme fixateur, on peut parfaitement utiliser le picro-formol de Bouin ou de Dubosq-Brasil; ils donnent d'aussi bons résultats que le sublimé acétique. Il est bon de placer le Ténia entre deux lames de verre, serrées modérément par un fil; le tout est plongé dans un flacon rempli de fixateur (LANGERON, 1916, p. 379). Avec certains Cestodes, notamment l'*Hymenolepis nana*, il est nécessaire de dissoudre les corpuscules calcaires qui opacifient le parenchyme. Pour cela, après la fixation, on passe la pièce dans l'alcool acétique pendant quelques minutes. L'acide acétique est éliminé par de nouveaux lavages à l'alcool, puis on colore.

La coloration en masse peut être faite au carmin ou à l'hémalum. Dans son travail sur les *Proteocephalidae*, G. R. La RUE (1914) préconise l'hémalum de préférence au carmin, ce dernier étant, par contre, le colorant de choix pour les Trématodes. L'un et l'autre m'ont donné de bons résultats. L'hémalum fournit parfois des différenciations plus nettes, mais il est plus difficile à employer et cause d'assez nombreux échecs. En fait, il est utile de se servir concurremment des deux réactifs.

Pour la technique au carmin, j'utilise le carmin chlorhydrique alcoolique. Les objets colorés sont différenciés dans l'alcool chlorhydrique à 1 pour 100, puis montés au baume du Canada suivant la méthode habituelle. Quant à l'hémalum, je me sers de la solution acide, soit (*in* LANGERON, 1916, p. 385).

Eau	1.000 gr.
Hématoxyline cristallisée. .	1 gr.
Iodate de sodium	0,20 cg.
Alun de potasse.	50 gr.

ajouter par litre :

Hydrate de choral	50 gr.
Acide acétique	1 gr.

Ce liquide est employé dans les proportions suivantes :

Hémalum acide	1 gr.
Solution aqueuse d'alun à 2 p. 100 .	8 gr.

Après coloration, les pièces sont différenciées par l'alcool chlorhydrique à 1 pour 100, puis on passe à l'alun à 2 pour 100, à l'eau de robinet, et on monte au baume suivant la technique classique.

Les temps de coloration varient naturellement avec l'objet à colorer. Pour les anneaux de *Davainea* et d'*Hymenolepis*, une demi-heure suffit. Si le Ver a été fixé dans le picro-formol, il est bon de commencer par le mettre dans une solution aqueuse saturée de carbonate de lithine, jusqu'à disparition de la teinte jaune.

Les coupes doivent être faites de façon différente, suivant qu'on étudie l'histologie, c'est-à-dire la structure cellulaire du

Ver, ou son anatomie microscopique, c'est-à-dire la forme et les rapports de ses organes, dans un but de diagnose. Dans le premier cas, on utilisera les techniques histologiques habituelles : la méthode de CURTIS donne de jolies colorations. Dans le second cas, il y a intérêt à obtenir de très épaisses coupes transversales et tangentielles. La fixation se fera entre deux lames comme nous l'avons dit ci-dessus, de façon à obtenir une chaîne d'anneaux aussi droite que possible. Il sera souvent utile de décalcifier ensuite à l'alcool acétique. Après avoir essayé plusieurs produits, j'ai finalement adopté la paraffine tendre, fusible à 35°, comme masse d'inclusion. Les coupes se font avec le microtome à main de Lelong : dans l'instrument dont je me sers, chaque tour de vis fait avancer le bloc de 200 μ , une division correspond à 20 μ . Le rasoir est lourd, du type de ceux qui se fixent sur le microtome Minot ; il n'y a pas à craindre de l'ébrécher vu le peu de dureté de la paraffine. Les coupes sont recueillies une à une et transportées dans le xylol qui dissout la paraffine, puis dans l'alcool et colorées. Par ce procédé, des Cestodes très épais, tel l'*Anoplocephala perfoliata* Goeze, du Cheval, débités tangentiellement, donnent cinq ou six coupes, tandis qu'avec le microtome Minot, on obtient d'interminables rubans exigeant de longues et fastidieuses reconstitutions. Ces coupes épaisses ne supportent guère que la coloration au carmin, très suffisante d'ailleurs.

L'inclusion à la colloïdine par la méthode rapide, avec durcissement au chloroforme et à l'essence de Cèdre (*in* LANGERON, 1916, p. 320-321) donne aussi de bons résultats. Les coupes se font de la même manière.

L'examen des crochets est parfois difficile, lorsqu'ils sont imbriqués les uns dans les autres, comme sur les ventouses des *Davainea*. Le mieux est alors de sacrifier une tête. On la monte dans le choralphénol ⁽¹⁾ qui désagrège le parenchyme ; par de

(1)	Hydrate de chloral crist.	2 parties
	Acide phénique crist.	1 —

ou bien :

Hydrate de chloral crist.	} à à P. E.
Monochlorophéno (para)	

Pour les deux formules, liquéfier le mélange à une douce chaleur.

petites secousses imprimées au couvre-objet, on dissocie les crochets; la préparation peut ensuite être conservée dans le baume du Canada, qu'on fait pénétrer entre lame et lamelle. Cette méthode, préconisée par LANGERON (1916, p. 611-612) pour la préparation des Arthropodes, chez lesquels le chloralphénol agit comme éclaircissant de la chitine, fait partie des techniques créées par AMANN pour l'examen des objets végétaux (1896).

CHAPITRE III

CYCLE ÉVOLUTIF DE DIPYLIDIUM CANINUM (L., 1758)

Synonymie : *Tænia canina* Linné, 1758 (*non* Bloch, 1782).
Tænia moniliformis Pallas, 1781.
Tænia cucumerina Bloch, 1782 (chez le Chien).
Tænia cateniformis Goeze, 1782, *partim*.
Tænia elliptica Batsch., 1786, *partim* (chez le Chat).
Tænia cuneiceps Zeder, 1800.
Alyselminthus ellipticus Zeder, 1800.
Halysis elliptica Zeder, 1803.
Tænia (*Alyselminthus*) *cucumerina* Weiland, 1858.
Tænia (*Dipylidium*) *cucumerina* Leuckart, 1863.
Tænia (*Dipylidium*) *elliptica* Leuckart, 1863.
Dipylidium caninum Railliet, 1892.

ARTICLE PREMIER

Historique

Je crois inutile d'insister sur la morphologie de cette espèce si commune, qu'on trouvera décrite dans tous les traités de Parasitologie, notamment dans l'ouvrage de RAILLIET (1895), et les monographies de DIAMARE (1893), R. BLANCHARD (1907). Rappelons seulement que ce Cestode est fréquent chez le Chien. Je le trouve à peu près chez six ou sept sur dix des animaux abattus à la fourrière de Paris, provenant de la ville et de sa banlieue ; cette proportion est d'ailleurs variable. Il est un peu moins commun que le *Tænia serrata* Goeze, 1782.

Il est également connu chez le Chat, où il atteint une taille moindre, soit, d'après R. BLANCHARD (1907) à 15 à 20, rarement 32 centimètres, alors que chez le Chien il a facilement 20 à 30 et même 50 à 80 centimètres, en outre ses œufs sont plus gros que chez le Félin. C'est ce qui avait conduit RUDOLPHI et même LEUCKART à créer l'espèce *Tænia elliptica* Batsch, 1786, pour la distinguer de celle du Chien.

Enfin il existe un certain nombre d'observations humaines du parasite faites en diverses contrées d'Europe, aux Etats-Unis, au Cap, au Venezuela : R. BLANCHARD, CH. LEROUX et R. LABBÉ ont publié la soixante-seizième (1913). Depuis il a été signalé en Italie par ANCONA (1916) et aux Philippines par MENDOZA-GUASON (1916).

CYCLE ÉVOLUTIF. — LEUCKART pensait déjà que l'hôte intermédiaire devait être un Insecte, mais ce fut MELNIKOV (1869), qui donna de ce fait la première démonstration. Il découvrit d'abord le Cysticercoïde dans la cavité générale du *Trichodectes canis* (Retzius), puis infesta expérimentalement cet animal. Il plaça d'abord les arthropodes en présence d'une bouillie d'anneaux mûrs après les avoir fait jeûner pendant 24 heures, cet essai ne donna aucun résultat ; les trichodectes furent alors nourris sur un chien, ainsi que cela se passe dans la nature, mais la peau de cet animal avait été barbouillée d'anneaux mûrs à l'endroit où devaient être placés les parasites. Quelques jours plus tard des embryons hexacanthés furent trouvés dans la cavité générale de ces derniers. Le mécanisme de l'infestation était donc expliqué ; on sait que les Ricinidés ont des pièces buccales du type broyeur, consistant en une lèvre supérieure, une inférieure, une paire de mandibules et une paire de mâchoires, le tout plus ou moins développé suivant les espèces. Ils absorbent des produits épidermiques provenant notamment des poils chez les Mammifères et des plumes chez les Oiseaux. C'est par conséquent en broutant la peau du Chien qu'ils avalent accidentellement des œufs de *Dipylidium*, dont ils ne font pas leur nourriture. D'après R. BLANCHARD (1907), il est probable que le Trichodecte du Chat, *Trichodectes subrostratus* Nitzsch, se comporte de semblable façon à l'égard de son hôte. Les deux carnivores s'infestent en se léchant et en croquant les insectes parasités qui se trouvent sur leur pelage.

Bien que très concluantes, les expériences de MELNIKOV ne donnaient pas entièrement satisfaction. La fréquence du *Dipylidium* contraste, en effet, avec rareté du Trichodecte. On ne le trouve guère, d'après A. RAILLIET (1895), que sur les sujets jeunes ou très vieux. D'après R. BLANCHARD (1907), il est peu fréquent dans les villes. A la fourrière de Paris, où cependant les vieux chiens ne manquent pas, je ne l'ai observé que deux ou trois fois, malgré un grand nombre d'examens, assez rapides il est vrai, de sorte que des animaux peu parasités ont pu échapper à mes investigations. D'après GRASSI et ROVELLI, il est assez commun dans l'Italie du Nord, mais n'existe pas en Sicile. Ces auteurs en ont conclu qu'il y avait un hôte intermédiaire habituel autre que le Trichodecte et ils ont trouvé le cysticercoïde dans la Puce du Chien : *Ctenocephalus canis* (Curtis, 1826), et plus tard dans celle de l'Homme *Pulex irritans* Linné, 1758 (1888-1892).

Ils ont établi ces faits par plusieurs expériences. Un chien parasité par de nombreux *Dipylidium* et couvert de puces est tenu en captivité pendant vingt jours ; au bout de ce temps, les puces montrent des cysticercoïdes.

Une nichée de jeunes chiens, dont la mère est indemne de ténias, de trichodectes et ne porte que quelques puces, ingèrent de nombreux *Ctenocephalus* provenant de l'animal de la précédente expérience. L'infestation est constamment obtenue ; à l'autopsie la longueur et le degré de développement du cestode correspondent à la date d'ingestion, soit 2 millimètres au bout de trois jours, 4 millimètres au bout de quatre jours ; les anneaux mûrs commençant à apparaître au bout de quinze jours.

Deux chiennes pleines sont isolées au moment de mettre bas ; la première a des puces infestées, mais n'a ni trichodecte ni *Dipylidium*. La seconde n'a aucun parasite. La première met au monde quatre petits qui sont trouvés porteurs de Ténias au bout de peu de jours, tandis que les petits de la seconde sont indemnes, bien qu'absorbant tous les jours des anneaux mûrs de *Dipylidium*, ce qui exclut la possibilité d'un développement direct.

Cette dernière expérience est répétée avec deux autres chiens en suivant la même technique.

Tous ces animaux étaient nourris au pain et à l'eau bouillie ; les jeunes étaient allaités, le chenil était inaccessible aux insectes si ce n'est aux mouches qui n'ont jamais été trouvées porteuses de cysticercoïdes. De même les *Hæmatopinus* (sans doute *H. pilifer* (BÜRMEISTER) n'étaient pas infestés.

On trouve jusqu'à cinquante larves dans une Puce ; elles sont libres dans la cavité générale, d'où on peut les extraire par dissection de l'Insecte. Mais les cysticercoïdes ainsi isolés n'évoluent pas chez le Chien et meurent dans son estomac, n'étant probablement plus protégés par la carapace chitineuse de leur hôte. Le mécanisme de l'infestation du Chien se conçoit facilement étant donnée l'extraordinaire facilité avec laquelle les Puces passent de l'un à l'autre animal.

GRASSI et ROVELLI ont vu l'hexacante dans la cavité générale de la Puce ; il y évolue jusqu'à l'état de cysticercoïde parfait et a pu être suivi à toutes ses études. Je n'insiste pas sur ce développement qui a déjà été mentionné dans notre premier chapitre. Mais comment est-il arrivé dans la cavité générale ? Le tube digestif de l'Insecte n'a jamais montré d'œufs. Les auteurs ont alors pensé à une infestation du Cténocéphale à l'état larvaire et ont examiné un grand nombre de larves ; elles se sont toujours montrées indemnes.

P. SONSINO (1888) s'est posé la même question. Les œufs du Cestode dit-il « hanno un diametro di non meno di 37 μ (LEUCKART dà anzi 50 μ) essia quattro o sei volte la larghezza della setola impari del rostro della pulce, che é di 8 μ ». Il ne donne toutefois aucune précision sur la façon dont il a effectué ses mesures et se borne à la phrase que je viens de citer, sans figure à l'appui. D'autre part, ajoute-t-il, il est peu vraisemblable que l'embryon débarrassé de ses enveloppes, pénètre activement dans les téguments de l'Insecte, aux endroits où la chitine est molle. C'est donc à l'état larvaire que la Puce doit s'infester, mais comme pour Grassi et Rovelli, l'examen de larves n'a donné que des résultats négatifs.

GALLI-VALERIO, à Orbe (Canton de Vaud, Suisse) a trouvé (1911) chez *Pulex irritans* adulte, ayant été en contact avec un Chien, parasité par *D. caninum*, un cysticercoïde pourvu d'une longue queue qu'il rapporte néanmoins à notre espèce. Il avait

essayé, probablement sans résultat, d'infester l'Insecte quelques jours auparavant.

D'autres auteurs, les professeurs A. RAILLIET, E. BRUMPT ont eu également l'occasion de disséquer de nombreuses larves de Cténophales sans y trouver de cysticercoïdes (Communications orales). Le mode d'infestation de l'hôte intermédiaire reste donc obscur ; c'est ce qui a fait l'objet de mes recherches.

ARTICLE II

Mode d'infestation de la Puce

Examinons cette question d'après les données expérimentales et cherchons à quel moment de son existence la Puce peut s'infester.

Elle a des mœurs et un régime alimentaire différents suivant que nous l'envisageons à l'état larvaire ou adulte. La larve, suivant la règle générale, possède des pièces buccales du type broyeur : une lèvre supérieure, deux mâchoires munies de palpes maxillaires, deux mandibules, une lèvre inférieure avec des palpes labiaux rudimentaires. Elle absorbe les aliments les plus divers ; les détritrus de toutes sortes lui conviennent ; cependant le sang expulsé par les puces adultes après leur succion est sa nourriture préférée, qui paraît même indispensable pour certaines espèces ainsi que j'ai pu m'en rendre compte en faisant des élevages. C'est pour ce motif qu'on trouve toujours le tube digestif rempli de sang. Ce fait avait été observé depuis longtemps par DEFRANCE (1824), qui en donnait une explication fantaisiste.

Chez la Puce adulte, les pièces buccales étroitement spécialisées ne peuvent être utilisées que pour sucer le sang circulant dans l'organisme de l'hôte, à l'exclusion de tout autre aliment. Nous pouvons y distinguer d'abord des appendices accessoires n'ayant qu'un rôle nul ou restreint dans la succion : un hypopharynx rudimentaire, deux mâchoires portant de volumineux palpes maxillaires et une lèvre inférieure munie de palpes labiaux qui engainent le véritable appareil suceur. Ce dernier

seul nous intéresse, car c'est lui qui pénètre dans les tissus et la montée du sang se fait à son intérieur (fig. 1). Il se compose de deux mandibules (fig. 1, D) et d'une pièce impaire (fig. 1, B) ou langue ⁽¹⁾. Les mandibules sont allongées, pourvues de dents chitineuses qui perforent la peau ; elles s'appliquent contre le bord postérieur de la pièce impaire creusé en gouttière et forment avec lui un tube étanche (fig. 1, A).

La montée du sang est motivée par trois causes : le faible calibre du tube favorisant la capillarité, la pression sanguine de l'hôte tendant à faire jaillir le liquide hors de la plaie et le jeu des muscles de l'Insecte provoquant des mouvements d'aspiration.

Envisageons maintenant la possibilité d'une infestation dans l'une et l'autre forme.

I. — *A l'état adulte*

Pour expliquer l'infestation de la Puce à l'état adulte, il faut supposer que l'animal ait piqué un anneau et absorbé des œufs. Ce n'est guère probable, vu son régime alimentaire exclusivement sanguin. Pour m'en assurer, j'ai mis des Cténocéphales en contact avec des anneaux frais dans un tube. Ils sont morts d'inanition sans avoir touché au Ver, leur tube digestif étant absolument vide. Un second mécanisme, plus acceptable, serait celui par lequel l'Insecte pour piquer enfoncerait son tube dans la peau de l'hôte exactement à l'endroit où se trouve un œuf ; il l'engloberait ainsi, à la façon d'un emporte-pièces.

Supposons même, pour rendre les conditions plus favorables, que ce soit un embryon spontanément sorti de ses enveloppes, doué par conséquent d'une assez grande élasticité, dont nous verrons plus loin des exemples avec les *Hymenolepis*, et encore

(1) J'emploie, faute de mieux, le mot vulgaire de langue pour désigner cet organe dont la signification morphologique est si controversée et qui a reçu des appellations si diverses : lèvre supérieure modifiée (KRAEPELIN, HEYMONS), épipharynx (KARSTEN), hypopharynx (PACKARD), syringostome (JOURDAIN), etc. Je renvoie d'ailleurs pour tous ces détails de morphologie et de biologie des Pucés aux mémoires de LANDOIS (1866), LABOULBÈNE (1872), KUNCKEL (1873), KRAEPELIN (1884), PACKARD (1894), HEYMONS (1899), LASS (1905), PATTON et GRAGG (1913), BACOT et RIDWOOD (1914).

vivant, ainsi que cela se voit quelquefois. Pourra-t-il être aspiré ?

Afin de m'en rendre compte, je me suis efforcé de mesurer le calibre de la trompe du *Ctenocephalus*, en pratiquant des coupes transversales de cet organe avec les précautions suivantes. J'ai opéré sur des Insectes en élevage, dont les uns n'avaient jamais pris de repas, tandis que les autres s'étaient déjà gorgés une fois. Il était à supposer, en effet, que des pièces buccales n'ayant pas servi étaient plus étroitement accolées ensemble qu'après la première succion. Il n'en est rien et leur disposition réciproque ne varie aucunement. Craignant que les animaux tués dans le picro-formol de BRASIL n'aient le temps de mourir en extension ou en rétraction forcée, je les ai fixés brusquement par l'alcool acétique bouillant et, d'autre part, je les ai abandonnés dans un tube où ils ont péri d'inanition, 7 à 10 jours après le repas. Dans ces deux cas, les résultats ont été exactement les mêmes qu'avec les Puces tuées par le liquide de Brasil.

Pour conserver intacts les rapports des mandibules et de la langue pendant les manipulations, une partie des trompes a été traitée par le procédé d'inclusion mixte à la celloïdine-paraffine décrit précédemment (p. 50) ; les autres ont été débitées dans la paraffine suivant la méthode usuelle, mais le ruban de coupes au lieu d'être étalé et collé, a été simplement posé sur une lame bien sèche, recouvert d'une lamelle enduite de baume du Canada et porté à l'étuve pendant quelques jours. De cette façon, le toluène dissolvant du baume a dissous aussi partiellement la paraffine peu à peu, en même temps qu'il s'évaporait et que la résine devenait solide. Les deux méthodes m'ont donné des résultats identiques. La figure 1 montre une coupe transversale de la trompe intéressant la base de la tête, à la naissance du peigne céphalique. A ce niveau, le tube suceur est bien développé. La langue ou organe impair (B) fait voir (A) par où monte le sang aspiré, elle est presque circulaire, ouverte à sa partie supérieure. Je suppose que pendant la succion, les deux mandibules D doivent, par les efforts de l'animal, s'appliquer étroitement dessus et fermer ainsi le tube qui est à peu près cylindrique. Son calibre a sensiblement $7 \mu 6$ de diamètre.

D'autre part, l'embryon hexacante de *D. caninum* mesure d'après RAILLIET (1895) 32 à 36 μ de diamètre. Je trouve des dimensions un peu plus faibles, en comptant cependant l'épaisseur de la coque interne qui l'entoure, soit 28 à 30 μ sur des spécimens frais. La coque externe a d'après cet auteur 43 à 50 μ . Je trouve des chiffres semblables. Il est évident que, dans ces conditions, l'embryon, même débarrassé de ses enveloppes, ne

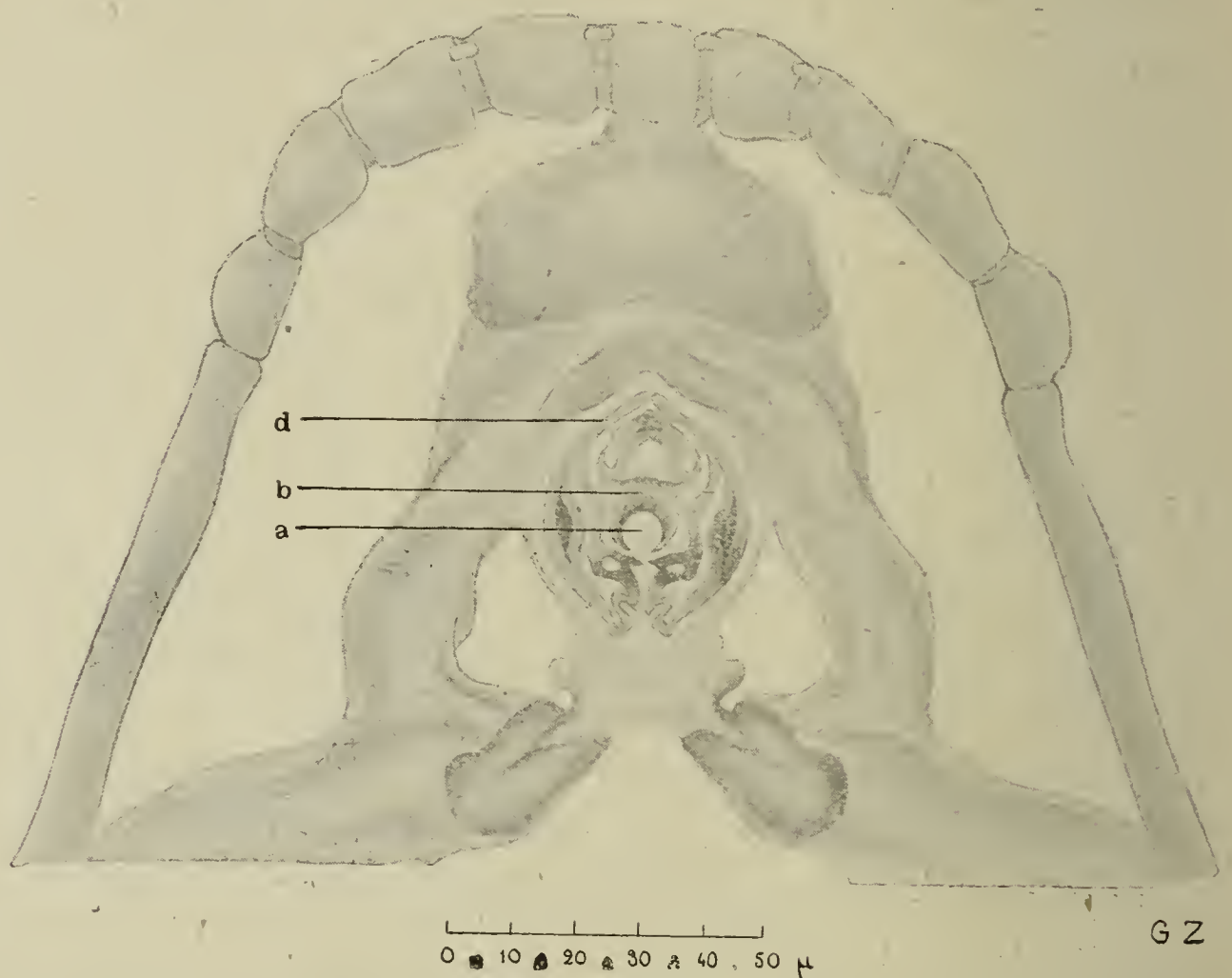


Fig. 4. — Coupe transversale passant à la naissance de la trompe de *Ctenocephalus canis*.

A. Tube suceur ; B. Pièce impaire ou langue ; D. Mandibule.

peut pénétrer dans la trompe. Je sais bien que l'hexacante n'est pas une sphère rigide et qu'il est susceptible de s'allonger en se déformant (Cf. fig. 6 pour l'élasticité d'*Hymenolepis fraterna*), mais il est impossible de le supposer assez malléable pour qu'il puisse s'engager ainsi dans un canal de diamètre 4 à 5 fois inférieur au sien.

J'ai vérifié ces données par l'expérimentation. Pour cela, je me suis servi de puces écloses en élevage ; elles ont piqué un

rat sur la peau duquel étaient déposées des capsules ovigères bien mûres de *D. caninum*, préalablement dilacérées sous le microscope de façon à mettre le plus possible d'œufs et d'embryons en liberté. Les insectes, qui refusaient de piquer lorsque la peau était encore humectée par l'eau physiologique ayant servi à transporter les capsules, prennent sans difficulté leur repas lorsqu'elle est séchée. En condensant mes diverses expériences en une seule, j'ai examiné les animaux comme l'indique le tableau suivant :

Nombre de Puces disséquées	Date de l'examen après le premier repas
8	Immédiatement après le repas.
4	2 jours.
3	4 —
9	7 —
1	9 —
2	10 —
8	11 —
2	14 —
Total.	37

Dans tous ces cas, la Puce a été disséquée, je me suis assuré par l'examen du tube digestif qu'elle avait réellement piqué. Je n'ai jamais trouvé d'œufs ni de formes larvaires de *Dipylidium* soit dans l'intestin, soit dans la cavité générale.

J'ai répété les mêmes opérations avec *Pulex irritans* L. qui est aussi signalée par GRASSI et ROVELLI comme hôte intermédiaire de *D. caninum*. Je n'ai pas cru utile de faire des coupes de trompe comme pour les Cténocéphales et me suis contenté de faire piquer l'Insecte suivant la technique ci-dessus décrite. 9 *Pulex irritans* sacrifiées 13 jours après le repas, étaient indemnes de parasites. Tous ces faits concordent donc parfaitement et nous permettent de conclure avec certitude que les puces transmetteuses de *D. caninum* ne s'infestent pas à l'état adulte.

II. — *A l'état larvaire*

Ce ne peut donc être que les larves qui absorbent les œufs du Cestode ; cependant à cette manière de voir s'opposent les conclusions des auteurs qui n'en ont jamais trouvé de parasitées et qui, de plus, ont vu, chez l'Insecte adulte, l'embryon non évolué.

Reprenant les observations de ces helminthologistes, j'ai comme eux, disséqué un grand nombre de larves trouvées dans des chenils de chiens parasités par *D. caninum* ; elle se sont toujours montrées indemnes. J'ai alors adopté la méthode expérimentale, pensant que des infestations à doses massives seraient plus faciles à observer. Les expériences ont été conduites suivant la technique décrite au chapitre précédent. Je rappelle que les larves doivent être choisies de taille moyenne ; trop âgées elles se métamorphoseraient sans toucher au repas infestant. D'autre part, on s'assure que les capsules ovigères sont parfaitement mûres, ce qui se reconnaît à leur couleur rose.

J'ai expérimenté avec les deux espèces incriminées par les auteurs italiens : *Ctenocephalus canis* et *Pulex irritans*. Les choses se passent exactement de la même façon chez l'une et l'autre. Un temps variable après sa mise en expérience, la larve absorbe le repas infestant. En isolant le tube digestif, on voit les œufs qui cheminent le long de l'intestin avec leurs enveloppes complètes ; ils sont sortis de leurs capsules ovigères qui ont dû être broyées par les pièces buccales (pl. I). Dans la plupart des cas, ils demeurent ainsi intacts jusqu'à l'intestin postérieur. Là, on voit les embryons débarrassés de leurs membranes et doués de mouvements actifs. A ce niveau se fait la pénétration dans la cavité générale. Nous verrons, en étudiant un mécanisme analogue chez *Hymenolepis diminuta*, que les œufs de cette espèce subissent un tactisme bien plus précoce et pénètrent déjà au niveau des ganglions cérébroïdes.

C'est donc dans la cavité générale, au niveau des derniers segments de la larve, que l'on trouve les embryons en place doués de mouvements analogues à ceux de tous les hexa-

canthes. L'animal rétracte ses crochets en se repliant sur lui-même, puis les projette en avant dans une brusque extension (mouvements de nage). La difficulté consiste à les apercevoir par transparence. Leur réfringence est presque analogue à celle des milieux environnants, souvent ils sont enfouis au sein de masses adipeuses ou autres organes qui les masquent et un examen attentif est nécessaire pour les déceler. Bien entendu, on s'assurera par une mise au point soignée qu'il ne s'agit pas d'embryons collés à l'ectoderme de la larve pendant l'expérience.

Les crochets servent de points de repère (pl. II, fig. 1). Si l'on utilise la méthode des coupes sériées, ces mêmes organes guideront également les recherches. L'infestation expérimentale peut être multiple et il n'est pas rare de voir 5 ou 6 embryons dans une larve, sans compter ceux qui échappent probablement à l'observateur.

Les embryons restent ainsi sans modification pendant que l'hôte continue à évoluer. Sur des larves blanches, repliées en U dans leur cocon, on les trouve encore de même. Leur aspect ne varie pas pendant toute la durée de la nymphose.

Lorsque la jeune Puce adulte sort de son cocon, ils n'ont aucunement varié, étant toujours doués de mouvements actifs qui peuvent persister après la mort de leur hôte. Dans un cas, ils s'agitaient encore trois quarts d'heure après que l'insecte avait été plongé dans le lactophénol ; naturellement le liquide n'avait pas pénétré à travers la chitine de ce dernier.

C'est à cet état que l'hexacanthé a été vu par Grassi et Rovelli ; à partir de ce moment il va évoluer. Sa taille s'accroît, atteint environ 4-5 μ de diamètre (Pl. III, fig. 1), la cavité lacunaire commence à se former, puis il devient elliptique, ses crochets se trouvent au pôle dit postérieur (Pl. III, fig. 2) et le reste du développement se poursuit comme l'ont vu les auteurs précités, dont l'étude a été résumée au chapitre premier.

J'avais d'abord pensé que l'arrêt de croissance était dû au régime alimentaire de l'hôte et que la nourriture sanguine de l'adulte était indispensable pour l'évolution du cystique, il n'en est rien ainsi que le prouve l'expérience suivante :

8 juillet : Infestation de larves de *Ct. canis* par la technique habituelle.

30 juillet : Eclosion de deux adultes.

3 août : Ces deux animaux n'ayant rien mangé depuis leur éclosion sont examinés. Ils montrent dans leur cavité générale plusieurs embryons augmentés de volume, dont l'un a déjà un commencement de cavité lacunaire.

L'évolution de l'hexacanthé commence donc dès l'éclosion de l'adulte, son hôte. Nous verrons à propos d'*Hymenolepis diminuta* que chez cette espèce, le développement a lieu au contraire immédiatement après l'infestation de la larve.

Le mécanisme de la transmission du Cestode est ainsi complètement expliqué. Un chien hébergeant le *Dipylidium caninum* émet des anneaux dans son chenil. C'est là précisément que se fait la ponte des Puces ; la chaleur et l'humidité entretenues par la présence du carnivore y créent un excellent milieu pour l'élevage des larves qui y sont souvent très abondantes, cachées dans la poussière qui couvre le plancher de la niche. Elles s'infestent, puis, devenues adultes, vivent en ectoparasites sur leur hôte qui en vagabondant avec d'autres chiens, leur communique ses Puces infestées. Ces derniers, se léchant, introduisent ainsi les Insectes dans leur tube digestif. GRASSI et ROVELLI ont observé la facilité avec laquelle les chiens échangeaient leurs puces.

Il semble qu'à la mauvaise saison le développement de l'hexacanthé se ralentisse en même temps que s'arrête la prolifération des Insectes. Voici une expérience qui tendrait à le prouver.

21 septembre : Infestation de larves de *Ct. canis*, technique habituelle.

6 à 9 octobre : Eclosions.

30 octobre : Examen d'un adulte éclos le 9 octobre, donc âgé de 20 jours et ayant été nourri à peu près quotidiennement. Il montre deux embryons augmentés de volume ; dans l'un d'eux la cavité lacunaire commence à peine. C'est-à-dire que l'évolution n'est pas plus avancée qu'au bout de 3 à 4 jours pendant l'été.

Cette expérience aurait besoin d'être renouvelée avec hibernation d'animaux infestés. Je n'ai pas encore réussi à faire passer l'hiver à mes Insectes.

Comme je l'ai dit plus haut, un certain nombre d'helminthologistes ont cherché en vain des larves dans la nature. Moi-

même j'ai échoué en reprenant cette étude. Le fait n'a rien d'étonnant, si l'on considère la difficulté qu'il y a pour déceler les embryons sur des larves infestées à fortes doses et contenant des parasites bien plus nombreux que celles contaminées spontanément. Un animal n'hébergeant que peu d'hexacanthès peut parfaitement passer pour indemne si les embryons sont dissimulés au milieu de ses organes.

Ces notions nous permettent d'établir une prophylaxie rationnelle de l'affection canine, transmissible à l'Homme comme nous le savons. En même temps que l'on débarrassera le Chien de son Ténia par un vermifuge, on détruira non seulement les Puces adultes dont il peut être porteur, mais aussi les larves qui risquent ultérieurement de le réinfester. Le moyen le plus simple et le plus économique me paraît être d'inonder le fond de la niche avec de l'eau bouillante, qui tue instantanément toutes les larves comme je m'en suis assuré. On aura enlevé préalablement la litière qui sera brûlée. Si l'on désire, dans un but de propreté, réduire au minimum les Puces qui vivent sur le Chien, il faudra renouveler l'opération de temps à autre, au moins tous les 15 jours pendant la belle saison.

CHAPITRE IV

HYMENOLEPIS DIMINUTA (Rudolphi, 1819)

Synonymie : *Tænia diminuta* Rudolphi, 1819.

Tænia leptcephala Creplin, 1825.

Tænia flavopunctata Weiland, 1858.

Hymenolepis (Lepidotrias) flavopunctata Weiland, 1861.

Tænia varesina Parona, 1884.

Tænia minima Grassi, 1886.

Hymenolepis diminuta R. Blanchard, 1891.

ARTICLE PREMIER

Généralités

Sous ce titre, j'étudierai ce que nous savons du parasite à l'état adulte et de son développement, j'exposerai ensuite mes recherches sur son cycle évolutif.

I. — *Hymenolepis diminuta* adulte

A. *Historique*. — Ce Cestode fut découvert par OLFERS à Rio de Janeiro chez *Epimys rattus* (L. 1766) et décrit, d'après les échantillons assez incomplets de cet auteur, par RUDOLPHI, (1819), comme une nouvelle espèce. Plus tard CREPLIN le voit à nouveau chez *Mus musculus* L. 1766 et en donne encore une description incomplète, en l'appelant *Tænia leptcephala* (1825).

DUJARDIN, en 1845, après l'avoir observé chez *Epimys norvegicus* (ERXLEBEN, 1777), chez *Mus musculus* L., 1766 et *Mus*

sylvaticus L. 1766, en fournit des caractères aussi précis que possible pour l'époque, lui conserve son nom de *T. leptcephala* et propose déjà d'y rattacher *T. diminuta* de RUDOLPHI.

D'autre part, il a été signalé chez l'Homme depuis très longtemps dans les circonstances suivantes. L'École nationale vétérinaire d'Alfort possède, dans ses collections, des fragments de ver qui sont étiquetés comme provenant de l'Homme et ont été identifiées à *Hymenolepis diminuta* par A. RAILLIET et F. ZSCHOKKE. A. RAILLIET n'ayant pas trouvé mention de cette pièce dans la relation de voyage de Rudolphi qui visita la collection en 1802, avait d'abord supposé que sa récolte était postérieure à cette époque et due probablement à CHABERT, vers 1810. En réalité RUDOLPHI en parle et le professeur RAILLIET qui, depuis la publication de sa note (1892) a retrouvé le texte cherché, veut bien me communiquer le renseignement suivant : « RUDOLPHI (1805, p. 38) signale, parmi les animaux conservés en alcool au Musée d'Alfort en 1802 :

« N° 11. *Tænia ? vulgaris* Linn. Ténia rubané vomé par un enfant. Die hintersten Glieder des Stücks sind sehr kurz ; die vorderen sehr schmal. Der Kopf fehlt. »

Il s'agit évidemment du cas décrit par Zschokke et par moi en 1892.

L'observation remonte donc probablement à la fin du XVIII^e siècle ».

En 1842, Ezra PALMER l'observe chez un enfant de dix-neuf mois dans l'Amérique du Nord. D'abord pris pour un Bothriocéphale et déposé comme tel dans la collection helminthologique de la Medical Improvement Society à Boston, il est examiné par WEILAND qui l'appelle *Tænia flavopunctata* (1858) et le fait ensuite rentrer dans son sous-genre *Lepidotrias*, subdivision du genre *Hymenolepis*. La diagnose avait été confirmée par Leuckart, qui avait eu le matériel entre les mains (1886).

En 1884, deux nouvelles observations humaines sont publiées. L'une par LEIDY (1884-1884 a), chez un enfant de Philadelphie, l'autre par PARONA (1884) chez une fillette de Varese (Haute-Lombardie), il reçoit de ce dernier le nom de *Tænia Varesina*.

GRASSI (1887 a-1887 b) en voit un quatrième cas chez un enfant de Catane (Sicile) et le nomme d'abord *Tænia minima*, fait une étude comparée sur laquelle nous reviendrons de ces parasites humains et de ceux des Rongeurs ; il les ramène tous à une seule et même espèce.

ZSCHOKKE (1888), en donne une excellente description anatomique et histologique.

Enfin, R. BLANCHARD (1891 b), le classe définitivement dans le genre *Hymenolepis*, groupe des *Hymenolepis* inermes. Depuis, sa place dans la classification n'a pas changé. Ce parasite, d'après les règles de la nomenclature, doit donc porter le nom donné par RUDOLPHI qui l'a mentionné le premier et s'écrire : *Hymenolepis diminuta* (Rudolphi, 1819). Il est juste toutefois de reconnaître, avec GRASSI, que la première description exacte est due à DUJARDIN.

B. *Morphologie*. — Je ne vois rien à ajouter à l'étude que ZSCHOKKE a faite de ce Cestode (1888) et je renvoie à son mémoire pour tous les détails anatomiques et histologiques. Au point de vue qui nous occupe, les descriptions classiques sont très suffisantes pour permettre de le déterminer. L'examen à l'état frais ou dans une goutte d'acide acétique fera souvent voir les organes génitaux d'une façon assez nette pour affirmer le diagnostic, en ayant soin de comprimer légèrement la préparation. La coloration à l'hémalun ou au carmin chlorhydrique est facile à réussir : en cas de doute, on devra avoir recours aux coupes qui, vu la grande taille de l'animal, ne présentent pas de grosses difficultés.

Les caractères les plus saillants ; dimensions du Ver, absence de crochets au scolex, exigüité du rostre et des ventouses, unilatéralité des pores génitaux, disposition des trois testicules et de l'ovaire ramifié, aspect de l'utérus avec ses lacunes, se verront aisément par l'une et l'autre de ces méthodes que complètera l'examen des œufs. Je rappelle que le réceptacle séminal distendu peut se présenter dans la première portion du Ténia sous forme de taches jaunâtres à chaque anneau d'où le nom de *flavopunctata* donné par WEILAND.

C. *Habitat et Répartition géographique*. — *Hymenolepis diminuta* est un parasite des Rongeurs, pouvant exceptionnellement être hébergé par l'Homme. On le trouve surtout sur les

Rats : *Epimys norvegicus* (ERXLEBEN, 1777) ; *Epimys rattus* (L. 1766) ainsi que sur la variété *alexandrina* de cette espèce. La Souris commune : *Mus musculus* L., 1766, l'héberge assez rarement ; enfin on l'a signalé chez le Mulot : *Mus sylvaticus* L., 1758 et chez *Rhipidomys pyrrorhinus* Wied., 1825 du Brésil, d'après DIESING.

C'est un parasite cosmopolite comme ses hôtes, qui l'ont transporté dans leurs migrations à travers le globe. Nous avons déjà vu qu'il fut découvert chez *E. rattus* en Amérique du Sud, à Rio-de-Janeiro, par OLFERS. MAGALHAES le revit plus tard chez cette même espèce, également à Rio (1896). D'après LUTZ (1894), il est très fréquent à Saô-Paulo chez *E. norvegicus*. A Ceylan, CASTELLANI et CHALMERS (1913, p. 503) le voient communément. En Italie, 20 à 30 pour 100 des Rats sont parasités, d'après GRASSI. A Alger, je l'ai trouvé 18 fois sur 101 Rats capturés en divers quartiers de la ville ; à Salonique 15 fois sur 25. En France il est assez commun. DUJARDIN (1845, p. 579) l'a signalé à Rennes sur *E. norvegicus*, *E. rattus* et *M. sylvaticus*. A Paris, BRUMPT (1913) le voit sur 55 pour 100 des Rats, rarement chez des Souris.

Cependant cette distribution géographique est loin d'être uniforme. Je ne l'ai jamais vu à Alençon (Orne), sur 61 *E. norvegicus* et 2 *E. rattus*. A Paris et dans la banlieue sa fréquence varie selon les quartiers : *E. norvegicus* capturé au Museum d'Histoire naturelle le montre 56 fois sur 295, soit 18,98 pour 100 ; *E. rattus* 2 fois sur 14. A l'abattoir de Vaugirard, on le voit 2 fois sur 57 *E. norvegicus* soit 3,50 pour 100. A Neuilly, 9 fois sur 392 *E. decumanus* soit 2,29 pour 100. A la Faculté de Médecine je ne l'ai pas trouvé sur 11 *E. norvegicus*. A Alfortville, à Nanterre il est commun, rare à Grenelle. A Aubervilliers les lots provenant de certains établissements d'équarrissage sont très parasités, d'autres le sont peu.

En somme, *Hymenolepis diminuta* présente des variations de fréquence suivant les lieux ; variations d'autant plus difficiles à concevoir que son hôte définitif est essentiellement vagabond et doit disséminer ses œufs partout où il passe. Nous verrons que les hôtes intermédiaires, notamment les Pucés, sont également répandus. Sans doute, d'autres facteurs interviennent qui favorisent ou empêchent le développement du Ver. Il est intéres-

sant de rapprocher de ces faits les constatations de Ch. NICOLLE et G. BLANC à propos de l'épidémiologie de la peste. Ils observent qu'à Tunis les Rats porteurs de bacilles se voient toujours dans les mêmes quartiers de la ville (port et rues adjacentes). Le mode de transmission se fait également par les Puces qui devraient répartir le virus d'une façon uniforme par leurs migrations. Des exemples analogues, aussi inexplicables que ceux-là, sont d'ailleurs loin d'être rares en Parasitologie.

D'après GRASSI (1887 a), l'hôte principal est *E. norvegicus* qui l'a communiqué à *E. rattus* et exceptionnellement à l'Homme, ce qui fait comprendre qu'il n'est pas très commun chez ce dernier n'ayant pu se propager que depuis l'arrivée d'*E. norvegicus*. Cependant *E. norvegicus* a, depuis longtemps déjà, quitté son pays d'origine, les steppes caucasiques. D'après CUÉNOT (1911, p. 232), il a été vu par PALLAS en 1727, traversant le Volga, il a atteint l'Angleterre en 1728, Paris en 1750 ou 1753 d'après DURAND (1910), les Etats-Unis en 1775, la Suisse en 1809. Il se substitue à *E. rattus*, soit par suite de la concurrence vitale qu'il fait à ce dernier ainsi que cela est classiquement admis, soit comme le croit STRICKLAND (1914) parce que les progrès dans l'art de la construction des habitations, notamment le remplacement des matériaux de bois par ceux de pierre rendant le séjour difficile à *E. rattus* qui persiste encore dans les pays moins civilisés. Il suffit d'ailleurs de manipuler ces animaux pour se convaincre qu'*E. rattus* est aussi vigoureux et se défend au moins aussi énergiquement qu'*E. norvegicus*.

Quoi qu'il en soit, si, comme le pense GRASSI, la rareté du Cestode chez l'Homme tenait à la date relativement récente d'arrivée d'*E. norvegicus*, on aurait dû en signaler des cas dans le pays d'origine du Rongeur, alors que nous n'en connaissons aucune observation médicale ; bien au contraire, la plupart des cas de parasitisme humain ont été vus en Amérique où le Rat n'est passé qu'après avoir traversé l'Europe. Ils sont d'ailleurs rares ; en voici la liste en y comprenant les quatre cas cités précédemment ; j'indique pour chacun d'eux la référence bibliographique :

Amérique du Nord

Boston	WEILAND (1858).
Philadelphie	LEIDY (1884-1884 a).
Philadelphie	PACKARD (1894).
Philadelphie	DEADERICK (1906).
Minnesota	MICKERSON (1911).
Martinique	NOC (1911).
Havane	RIO (1911).

Amérique du Sud

Rio-de-Janeiro	MAGALHAES (1896).
Saô-Paulo	LUTZ (1894).
Etat de Saô-Paulo	GONZAGA et CARVAHLO (1918).
Brésil	RONDINO, in GALLI-VALERIO (1910).
Argentine	PARODI (1915).

Italie

Catane (Sicile)	GRASSI (1887 a-1887 b).
Catane (Sicile)	CONDORELLI (1908).
Centuripe (Sicile)	PREVITERA (1900).
Varèse	PARONA (1884).
Pise	SONSINO, in RANSOM (1906).

France

Paris-Alfort	RAILLIET (cf. p. 74).
------------------------	-----------------------

Afrique orientale

SHIRCORE (1917).

Japon

HEKI (1917).

D'après GONZAGA et CARVAHLO (1918), il existe 16 fois sur 2.725 sujets, soit 0,58 pour 100, dans l'Etat de Saô-Paulo (Brésil).

Ajoutons que beaucoup de ces observations sont basées uniquement sur la constatation des œufs à l'examen microscopique des selles. Dans le cas de HEKI (1917), le scolex expulsé par un vermifuge ne paraît pas être celui d'*H. diminuta*.

Je crois donc pouvoir conclure qu'*Hymenolepis diminuta* n'est qu'un parasite exceptionnel chez l'Homme, il s'y trouve sans doute en milieu défavorable et, s'il vient ultérieurement à s'y acclimater, ce ne sera que par une lente adaptation.

D. — *Biologie et réactions parasitaires*

Nous savons peu de chose sur la biologie de ce parasite ; chez le Rat, sa tête se trouve généralement fixée au début de l'intestin grêle, qu'il occupe en grande partie lorsqu'il est adulte ; d'après BRUMPT (1913), il est probable qu'une première infestation rend l'évolution d'autres larves impossible comme pour beaucoup de Cestodes ; c'est-à dire que lorsqu'on en rencontre plusieurs exemplaires, cas assez fréquent, il faut admettre que l'hôte s'est infesté en une seule fois. Ce fait s'expliquera facilement, lorsque nous apprendrons que plusieurs cysticercoïdes peuvent se trouver chez le même Insecte. Par l'expérimentation, on arrive à faire développer un grand nombre d'*Hymenolepis diminuta* chez un seul animal.

Par contre, il peut coexister avec d'autres Cestodes ; je l'ai trouvé avec *Hymenolepis fraterna* chez le Rat. Dans l'observation de GRASSI (1887 a-1887 b) le même enfant émergeait également *Tænia solium* L.

Les troubles occasionnés par la présence de ce Ver sont peu importants. LUTZ (1894) attribue cependant la mort d'un Rat à une obstruction intestinale causée par lui ; BRUMPT dit (1913) que les animaux très parasités deviennent cachectiques, mais, dans la majorité des cas, il paraît n'incommoder aucunement son hôte.

Chez l'Homme, il en est de même : les observations publiées jusqu'à présent concernent surtout les enfants et il semble que le parasitisme se contracte principalement pendant les premières années de la vie. La présence du Cestode passe à peu près inaperçue ou ne se révèle que par des symptômes vagues et nullement caractéristiques. NOC (1911) et MAGALHAES (1896) ont noté de l'entérite chez leurs malades. Il est évident qu'ici, comme pour *Hymenolepis nana*, le diagnostic clinique est pratiquement impossible, et, seule, la recherche des œufs dans les selles fera connaître la présence du parasite. Le traitement à l'extrait de fougère mâle dans le cas de PARONA (1884), à la san-tonine dans celui de LEIDY (1884-1884 a), au calomel dans celui de MAGALHAES (1896) ont donné de bons résultats. D'après GONZAGA et CARVALHO (1918) son expulsion serait difficile.

II. — Développement d'*Hymenolepis diminuta*

Le développement de ce Ver a été vu par GRASSI et ROVELLI. Nous savons déjà que, par l'examen morphologique des échantillons recueillis chez l'Homme et chez le Rongeur, GRASSI (1887 a-1887 b) avait réuni dans une même espèce les parasites de noms différents décrits par les premiers auteurs. Sur ces entrefaites, ayant découvert les hôtes intermédiaires, les deux auteurs italiens ont pu vérifier leur affirmation par la méthode expérimentale (1888-1889-1892).

Le cysticercoïde a d'abord été vu chez un Microlépidoptère *Asopia farinalis* L. On le trouve au sein des masses adipeuses aussi bien chez la larve que chez l'imaginaire, en nombre parfois considérable pouvant dépasser vingt. Ce Microlépidoptère serait l'hôte intermédiaire habituel, à cause de la coïncidence de sa répartition géographique avec celle d'*Hymenolepis diminuta*; de plus les Rats lui font une chasse acharnée et dévorent la Chenille comme le Papillon. Le cysticercoïde se trouve également chez deux Coléoptères Ténébrionides de la famille des *Pimelidae* : *Akis spinosa* L. et *Scaurus Striatus* Fab. Enfin les auteurs italiens ont encore trouvé leur parasite chez un Orthoptère : *Anisolabis annulipes* Lucas, Forficule commun à Catane et dans d'autres parties de l'Italie : Florence, Rome, Côme. Outre *Anisolabis annulipes* typique, un autre Forficule peut être parasité. Il se différencie du premier par l'absence de bandes aux pattes, par les antennes plus claires et par une taille plus petite; ce serait une espèce voisine. Donc, d'après GRASSI et ROVELLI, un Microlépidoptère à l'état larvaire et adulte, deux Coléoptères et un Orthoptère adultes peuvent servir d'hôtes intermédiaires à *Hymenolepis diminuta*.

Nous avons étudié, dans un chapitre précédent (p. 22-25) la classification proposée par ces auteurs pour les formes larvaires des Cestodes. Rappelons qu'*H. diminuta* présente une cysticercoïde du type *fraterna*, en forme de gastrula; il s'en différencie par une queue plus longue, une lacune primitive mieux délimitée et parfois une membrane adventice fournie par l'hôte. Les parois ont une structure très différenciée. En partant de la périphérie on trouve d'abord la paroi externe (ectoderme d'une

gastrula), se décomposant elle-même en une épaisse cuticule, riche en canalicules poreux; ensuite une couche de cellules fusiformes, subcylindriques puis un stratum fibrillaire circulaire de signification peut-être musculaire, puis des cellules très allongées disposées dans le sens de la longueur du cysticercoïde, enfin une couche lamelleuse. La seconde couche, celle des cellules fusiformes, n'est pas complète, mais forme seulement deux faisceaux longitudinaux; on les voit sur des coupes transversales au niveau des ventouses, sous l'aspect de deux bandes sectionnées à la façon de méridiens. La paroi interne (endoderme d'une gastrula) comprend une couche réticulaire, riche en cellules et en corpuscules calcaires, tapissée à son intérieur par une cuticule. Au pôle aboral, se voit le scolex, prenant naissance sur un pédoncule assez élargi. La cavité lacunaire facile à mettre en évidence sur de bonnes préparations ou sur des pièces fraîches traitées par l'acide acétique, ne se prolonge pas dans la queue. Le scolex a la structure habituelle des espèces de ce type, muni d'un rostre et de quatre ventouses; les quatre canaux aquifères partent du scolex et se replient dans la paroi interne, décrivant ainsi des anses descendantes.

Les crochets de l'embryon hexacanthé persistent; généralement on en voit une paire à l'union de la queue avec la paroi externe; les deux autres paires se trouvent sur la queue elle-même.

Ce cysticercoïde peut proliférer: les auteurs ont parfois trouvé la queue ramifiée, d'autres fois (chez *Anisolabis*) les cysticercoïdes réunis par groupes de trois à quatre; d'autres fois encore (chez *Akis spinosa*), à un cysticercoïde de taille normale en était attaché un autre plus petit, avec les parties postérieures des queues fusionnées.

Les cysticercoïdes accompagnés ainsi d'un plus petit embryon, et aussi quelques-uns, solitaires, peuvent présenter une dégénérescence spéciale. Ils sont alors de couleur jaune-brun, leur structure devient indistincte, surtout chez les petits. Dans ces cas, rencontrés seulement chez *Akis spinosa*, la capsule adventice était très épaisse et bien visible, alors que chez *Anisolabis*, les cysticercoïdes vivants étaient à peine capsulés. Le cysticercoïde n'a été vu qu'à l'état adulte, sans que sa formation ait

été suivie ; cependant, ajoutent les auteurs, CALANDRUCCIO a observé que la formation du rostre et des ventouses précède l'invagination.

L'expérimentation a été faite de la façon suivante : une vingtaine d'*Anisolabis annulipes* Lucas parasités sont administrés à des Rats blancs indemnes de Cestodes. Au bout de trois jours, quelques animaux sont sacrifiés et on trouve dans leur intestin des *Hymenolepis diminuta* dont la tête et le cou sont déjà développés ; au bout d'une semaine, ils ont un demi-centimètre de long, sans trace de segmentation ; quinze jours après, ils sont beaucoup plus développés, mais les œufs n'ont pas encore atteint leur maturité. Des expériences analogues, faites avec les autres hôtes intermédiaires donnent des résultats positifs.

Pour identifier l'espèce humaine avec celle des Rongeurs on fait observer à deux sujets des *Akis spinosa* parasités ; l'un ne s'infeste pas, mais l'autre présente, au bout de quinze jours, des œufs d'*Hymenolepis diminuta* dans ses selles et, par l'administration d'extract éthéré de fougère mâle, rejette de nombreux parasites typiques. Il faut cependant noter que les œufs expulsés ne présentaient que rarement des mamelons polaires et que leur membrane interne était régulièrement plissée. Nous verrons, en étudiant les œufs d'*Hymenolepis nana* que ces légères différences s'expliquent aisément et n'enlèvent rien à la valeur de l'expérience.

En terminant leur étude, GRASSI et ROVELLI se demandaient s'il n'existe pas d'autres hôtes intermédiaires que ceux découverts par eux. Conformément à cette hypothèse, on en a trouvé de nouveaux dans la suite.

NICKERSON (1911), dans l'Etat de Minnesota, ayant eu l'occasion de soigner un enfant parasité par le Ver en question fut amené à la suite d'une enquête, à soupçonner le jeune malade de s'être contaminé avec des Myriapodes du groupe des Iules, sans doute en les portant à sa bouche pour les manger. Des *Iulus sensu stricto* (sp.) et une espèce voisine, *Fontaria virginica* Bollman, infestés avec des œufs de Cestode, montrèrent des cysticercoïdes au bout de quelque temps dans leur cavité générale. Par contre, l'auteur américain échoua en expérimentant avec la larve de *Tenebrio molitor* L.

A la suite des découvertes sur le rôle joué par les Puces de Rat dans la transmission de la peste, on a été amené, dans les laboratoires d'hygiène et d'épidémiologie, à examiner de très grandes quantités de ces Insectes. C'est ainsi que NICOLL (1911) et MINCHIN (1910), puis JOHNSTON (1912) ont vu des formes larvaires de Cestodes chez *Xenopsylla cheopis* (Rothschild, 1904) et *Ceratophyllus fasciatus* (Bosc, 1901); NICOLL a trouvé le cysticercoïde d'*Hymenolepis diminuta* chez *Ceratophyllus fasciatus* adulte dans 4 pour 100 des animaux examinés. A Sydney JOHNSTON est arrivé à des chiffres analogues. Deux larves, sur 145 ont montré des œufs du Ver dans leur tube digestif. *Xenopsylla cheopis* est également parasitée, quant à *Leptopsylla musculi* (Dugès, 1832) commune sur le Rat, elle ne l'est jamais. Ces constatations ont été faites dans toute l'Australie. On trouve parfois jusqu'à 9 larves dans la même Puce. Nicoll a fait avaler à deux jeunes Rats blancs des Puces infectées, l'un a montré des œufs de Cestode dans ses selles au 19^e jour, l'autre au 20^e. A l'autopsie, leur intestin contenait de *Hymenolepis diminuta* à divers degrés de développement. Trois autres Rats témoins sont restés indemnes.

Ces auteurs ont également trouvé un cysticercoïde armé qu'ils assimilent à *Hymenolepis nana*, sans expérimentation; j'en parlerai dans le chapitre suivant.

Tels sont les faits connus jusqu'à présent sur l'évolution d'*Hymenolepis diminuta*.

ARTICLE II

Etudes sur le cycle évolutif d'*Hymenolepis diminuta*

I. — Infestation des hôtes intermédiaires

A. — *Scaurus striatus* Fab. 1792

GRASSI et ROVELLI ont observé le cysticercoïde d'*H. diminuta* chez ce Coléoptère. En France, il n'existe que dans le midi. D'après MULSANT (1854) ses mœurs sont nocturnes, on le trouve dans les ruines, au pied des vieilles murailles, sous les pierres. Ce ne serait donc pas un Insecte des habitations et il ne se

trouverait qu'occasionnellement en contact avec le Rat. C'est d'ailleurs un assez gros animal à téguments coriaces qui paraît peu appétissant pour le Rongeur.

B. — *Akis spinosa* Linné, 1764.

J'en dirai autant de cette espèce, plus grosse encore que la précédente. Également méridionale, fuyant la lumière et se tenant durant le jour dans des grottes, sous des ruines.

J'ai pu me procurer ces deux Coléoptères par l'intermédiaire de MM. RACOVITZA et CHALANDE qui ont bien voulu m'en envoyer de Banyuls et de Toulouse, mais mes expériences ont été interrompues par les événements.

C. — *Asida Dejeani* Solier, 1836

Espèce voisine, également méridionale, trouvée dans un jardin. J'ai essayé en vain d'en infester quelques exemplaires.

Tous ces Ténébrionides n'existant pas dans la région parisienne, j'ai cherché si des espèces voisines, indigènes, et ayant par leur habitat des chances de se trouver en contact avec des Rats pourraient servir d'hôtes intermédiaires.

D. — *Tenebrio molitor* Linné, 1758.

Ce Ténébrionide est commun à l'état larvaire et adulte dans les farines, surtout dans celles qui ont été mouillées avant la mouture. La larve porte le nom significatif de « Ver de farine » ; il est plus petit et plus comestible que les précédents Insectes pour les Rats qui en sont friands, du moins en captivité. Sa larve est utilisée comme nourriture des Oiseaux de volière et on la trouve assez facilement chez les marchands d'animaux. Tous les exemplaires que je me suis procurés de cette façon appartenaient bien à l'espèce *T. molitor*, quoique leur longueur ne soit que 12 à 13 centimètres, alors que les ouvrages de systématique donnent 15 centimètres. Mes déterminations ont été faites par comparaison avec les échantillons de la collection H. BRISOUT DE BARNEVILLE de la Société Entomologique de France.

Je n'ai jamais eu l'espèce voisine, *T. obscurus* Fab. moins commune, de même habitat, qui d'ailleurs, d'après MULSANT (1854) serait moins recherchée par les Oiseaux que *T. molitor*.

Dans mon élevage de Paris les métamorphoses commencent dans les derniers jours de mai et se poursuivent jusqu'au milieu d'août; elles cessent brusquement et l'on observe encore quelques rares éclosions jusqu'à l'hiver. Ce même élevage, emmené à Salonique, a donné quelques nymphoses précoces dès la première semaine de mai pour cesser en septembre; il y a donc une légère avance, due sans doute au climat plus chaud.

Nous verrons au chapitre suivant que la larve héberge parfois un cysticercoïde armé identifié à *Hymenolepis microstoma* Duj. GRASSI et ROVELLI en ont aussi trouvé un autre, inerme, qu'ils rapportent à *C. pusilla* Goeze, du Campagnol.

La larve absorbe facilement le repas infestant mis à sa disposition. J'ai essayé de voir si le développement du cystique était en rapport avec ses métamorphoses. Pour cela, j'ai infesté les larves à tous les âges et les ai examinées du 15^e au 20^e jour. J'ai disséqué tantôt la même forme, tantôt une forme ayant mué, tantôt enfin des nymphes ou même des adultes. Dans tous les cas, les animaux sont restés négatifs. Nous avons vu que NICKERSON avait eu aussi des succès avec cet animal.

La larve de *T. molitor* ne sert donc pas d'hôte intermédiaire à *H. diminuta*, ce fait expérimental confirme les constatations morphologiques des auteurs précédents.

L'adulte commence à prendre de la nourriture vers le 3^e-4^e jour après son éclosion, lorsque ses élytres et ses téguments ont noirci. A ce moment il absorbe facilement les œufs. Dès leur arrivée dans le tube digestif, les hexacanthès s'échappent de leurs enveloppes, se répandent dans la cavité générale et évoluent suivant le processus que nous étudierons plus loin.

L'infestation de ce Coléoptère réussit à coup sûr, presque toujours en obtient 100 pour 100 de succès. Pendant toute la belle saison, à l'époque de l'apparition normale des adultes, j'ai fait de nombreuses fois l'expérience; je l'ai également réussie sur un *T. molitor* dont la nymphose tardive avait eu lieu le 25 septembre et l'éclosion le 2 octobre. Mes Insectes, transportés à Salonique, s'y sont montrés aussi réceptifs qu'à Paris, l'évolution du cystique est la même.

Cette extrême sensibilité expérimentale indique vraisemblablement que, dans la nature, *T. molitor* s'infeste avec facilité et je suis porté à croire qu'il doit être l'hôte intermédiaire habituel d'*H. diminuta*, probablement avec les Puces que nous verrons plus loin. En raison de cette aptitude, je l'ai choisi comme témoin dans toutes mes recherches sur les hôtes intermédiaires d'*H. diminuta*. Afin qu'on ne puisse attribuer mes échecs au mauvais état du matériel infestant, j'ai toujours partagé le repas entre des *T. molitor* adultes et les animaux à étudier. Je ne compte comme résultats négatifs chez ces derniers que ceux où *T. molitor* témoin s'est infesté.

E. — *Blaps mortisaga* Linné, 1738

Je n'ai pu réussir à infester ce gros Coléoptère qui d'ailleurs paraît répugner aux Rats : expérimentalement ils ne le mangent que poussés par la faim. Son habitat le met cependant en contact avec nos Rongeurs domestiques. Vingt de ces Coléoptères sont restés négatifs à l'expérimentation.

F. — *Geotrupes sylvaticus* Panzer, 1795

Cet Insecte s'infeste avec facilité ; treize jours après l'absorption des œufs, on voit dans sa cavité générale de nombreux cysticercoïdes d'*H. diminuta* bien conformés. C'est donc l'évolution normale. Nous verrons, au chapitre VI, que le Géotrupe peut également héberger un autre cystique rapporté à *Hymenolepis furcata* (STIEDA, 1862) de la Musaraigne. Ce parasitisme spontané ne gêne en rien l'infestation expérimentale, pas plus que les larves de Nématodes qui se voient fréquemment chez le Coléoptère. Parfois, on observe les trois Vers à la fois dans le même hôte.

Geotrupes sylvaticus peut présenter le cysticercoïde d'*H. diminuta* dans la nature ; du moins, sur 145 examinés, j'en ai observé deux qui montraient des cystiques absolument analogues à ceux de mes expérimentations : même aspect, même structure, mêmes dimensions, ventouses et crochets de l'hexacanthé semblables. Ils provenaient des environs de Fontainebleau (voir l'indication exacte au chapitre VI). Je n'ose

cependant conclure que le Coléoptère en question est un hôte intermédiaire normal, il ne doit pas être souvent recherché par les Rats : ceux de nos habitations n'ont que rarement l'occasion de se trouver en contact avec lui.

G. — *Pyralis farinalis* Linné, 1758

Réglons d'abord une question de nomenclature à propos de cet insecte. Sous le nom de Pyrale de la Farine, on comprend plusieurs Microlépidoptères, dont celui qui nous intéresse : *Pyralis farinalis* Linné, 1758. C'est à tort que GRASSI et ROVELLI l'appellent *Asopia farinalis*. Le genre *Pyralis* a été créé par LINNÉ qui a précisément choisi notre espèce comme type. *Asopia* est un genre de TREITSCHKE, 1828. Cet auteur avait choisi comme type *A. nemoralis* Hb., lui-même type du genre *Agrotera* Schrank. E. RAGONOT (1890) a annulé *Asopia* et réparti ses espèces dans les quatre genres suivants dont voici les types :

Pyralis farinalis L.

Orthopygia glaucinalis L.

Hyposopygia costalis Fab.

Bleone fulvocilialis Dup.

Comme je viens de le dire, *P. farinalis* n'est pas la seule espèce vivant dans ses conditions. Ch. DECAUX (1892), qui a étudié les Insectes des biscuits de l'Intendance militaire, l'a trouvé dans la proportion de 2 à 4 pour 100 ; le reste est composé presque exclusivement par *Ephestia elutella* (Hübner) on trouve aussi *Ephestia kuchniella* (Zeller) et *Ephestia interpunctata* (Hübner). *P. farinalis* existe communément dans toute l'Europe ; la chenille vit dans les immondices, détritiques de son, de farine ou d'autres matières amylacées ; elle y creuse de longues galeries et y devient chrysalide. Je me la suis procurée facilement à Paris où elle infestait un Insectarium au Muséum d'Histoire naturelle ⁽¹⁾. D'après E. MEYRICK (1893), qui paraît reproduire une observation de J. HELLINS (1883), la che-

⁽¹⁾ M. A. LABITTE, préparateur d'Entomologie au Muséum d'Histoire naturelle, a bien voulu me permettre de puiser largement dans son intéressante ménagerie d'Insectes. Je lui en exprime toute ma reconnaissance.

nille vivrait pendant deux hivers, donnant une chrysalide en mai ou juin de la deuxième année, le papillon éclorait au bout d'un mois. En Italie, d'après GRASSI et ROVELLI les métamorphoses se font d'avril à octobre. E. BERCE (1898), dit qu'en France l'adulte apparaît en juin, juillet, août ; cependant C. JOURDHEUILLE (1883), dans le département de l'Aube a vu des éclosions avant le mois de juin. A Paris, j'ai observé les premiers papillons en juin et mes dernières chenilles ont cessé de prendre de la nourriture vers la fin d'août ; le 4 septembre, elles cherchaient à nympher, je ne les ai plus aperçues depuis ce jour.

L'Insecte, de par son habitat et ses mœurs, est donc facilement en contact avec les Rats des habitations ; Grassi et Rovelli ont remarqué que ces Rongeurs en sont très friands et font la chasse aussi bien aux chenilles qu'aux papillons, ainsi se trouve expliqué le cycle évolutif d'*H. diminuta*.

Reste à savoir à quel stade s'infeste *P. farinalis*. Les auteurs italiens ont vu le cysticercoïde dans la chenille et dans l'adulte. Pour la chenille, le mode d'infestation se conçoit facilement, mais le parasite qu'héberge le papillon provient-il d'œufs absorbés par lui-même ou bien d'un parasitisme contracté à l'état larvaire ? Je me suis efforcé de trancher cette question.

Infestation de la chenille. — On sait que les Chenilles ont les pièces buccales du type broyeur comme toutes les larves, elles absorbent donc facilement les œufs d'*H. diminuta*. En les mettant en contact avec le repas infestant, suivant la technique indiquée au chapitre II, on observe au bout d'un temps variable, de quelques heures à plusieurs jours, leur tube digestif coloré par le noir animal. En les disséquant, on voit, dans toute l'étendue du tube digestif, des embryons se libérant de leurs enveloppes ; ils pénètrent dans la cavité générale et évoluent. On remarquera la différence fondamentale entre ces faits et ce que nous savons de *Dipylidium caninum* étudié précédemment. Ici, l'embryon commence à se former dès son arrivée dans la cavité générale, sans se préoccuper des métamorphoses de l'Insecte. Parfois il a complètement achevé son développement chez la chenille, parfois aussi il ne le termine que pendant la nymphose ; il y a donc indépendance absolue

entre le parasite et son hôte. Chez *D. caninum*, au contraire, l'hexacanthé restait en état de vie latente jusqu'à l'éclosion de la Puce adulte. L'infestation ne réussit pas à tout coup comme avec *Tenebrio molitor* ni comme avec les Puces que nous étudierons plus loin. GRASSI ET ROVELLI estiment cependant que ce Microlépidoptère est l'hôte intermédiaire habituel d'*H. diminuta*, cela peut être vrai pour l'Italie, mais je ne puis croire qu'il en soit ainsi pour la région parisienne.

Infestation de l'adulte. — Demandons-nous d'abord si *P. farinalis* se nourrit à l'état adulte. On sait qu'un grand nombre de papillons ont les pièces buccales atrophiées et meurent sans avoir rien absorbé. METCHNIKOFF (1915) a démontré que le *Bombyx mori* L. succombait à l'urémie. D'après les renseignements qu'a bien voulu me fournir à ce sujet M. DE JOANNIS, les Microlépidoptères, contrairement à l'opinion assez répandue, paraissent souvent se nourrir à l'état adulte ; on observe chez eux une longévité plus grande que chez les autres Papillons, ce qui cadre mal avec l'état d'inanition. Pour en revenir à notre espèce, les *Pyralis* ont une spiritrompe bien développée, c'est même un caractère du genre qu'on trouve dans certains ouvrages de systématique. Les seules pièces buccales qui nous intéressent sont les mâchoires, les autres étant plus ou moins atrophiées. Elles forment une trompe suceuse qui, au repos, s'enroule en spirale. Chacune d'elles est creusée à sa face interne d'une gouttière, que tapisse une épaisse couche chitineuse et qui est munie, sur ses bords, de nombreuses dents s'accrochant avec celles de la mâchoire opposée. Il résulte de cet accolement un tube dont la section transversale représente assez exactement une ellipse. Afin de m'assurer du fonctionnement réel de cet organe, j'ai mis *P. farinalis* en contact avec des aliments liquides et solides. Les premiers étaient représentés par du sirop de sucre étendu d'eau colorée au bleu de méthylène, les seconds par des détritits de son et de farine humidifiés et broyés avec de la poudre de carmin. A l'observation directe, on voyait très nettement les papillons dérouler leur trompe et la plonger dans le liquide, aucun n'a touché aux aliments solides. A la dissection, 13 sur 33 montraient dans leur tube digestif une coloration bleu verdâtre, provenant du bleu de méthylène ; jamais je n'ai trouvé de carmin. *P. fari-*

nalis se nourrit donc de liquides à l'état adulte, ainsi que le faisait prévoir d'ailleurs la conformation de sa trompe.

J'ai ensuite mesuré le calibre de cette dernière, en forme d'ellipse, comme nous l'avons dit; mais vu la simplicité de l'organe, je me suis contenté de faire des coupes à la celloïdine-paraffine, sans prendre les mêmes précautions que pour les trompes de Puce, d'organisation plus complexe. Elles étaient sectionnées chez les animaux vivant depuis plusieurs jours. Dans ces conditions j'ai trouvé 50 à 54 μ pour le grand axe, 38 à 45 μ pour le petit. D'autre part, la coque externe des œufs d'*H. diminuta* mesure, d'après R. BLANCHARD (1891), 60 à 70 μ et même 70 à 86 μ . STILES (1906) la fait varier de 54 à 86 μ . D'après mes observations, faites sur des selles fraîches, elle est en moyenne de 65 sur 60 μ ; ces chiffres sont assez constants. La coque interne atteint, d'après STILES, depuis 20 sur 24 μ jusqu'à 40 sur 55 μ . Je lui ai trouvé, dans les mêmes conditions que l'externe, 37 à 38 sur 31 μ .

Il résulte de ces mesures que l'embryon dans ses deux enveloppes ne peut être aspiré par la trompe, ses dimensions s'y opposant. Cependant au cas où il ne serait plus entouré que de sa coque interne, il pourrait à la rigueur passer, surtout si les grands axes de l'œuf et de la trompe coïncidaient, à plus forte raison si l'embryon était libre, auquel cas sa plasticité lui permettrait de pénétrer en s'étirant. Mais les choses ne se passent jamais ainsi dans la nature; l'embryon privé de ses enveloppes périt rapidement dans le milieu extérieur, il ne s'en débarrasse que dans le tube digestif de son hôte et il faudrait supposer une série d'invraisemblables circonstances pour admettre l'infestation du papillon adulte. Cependant je l'ai essayée en faisant une pâtée d'œufs avec du noir animal, d'une consistance plus liquide que pour les autres expériences. 20 Insectes, dans ces conditions, sont morts sans y avoir touché, et leur dissection a été entièrement négative. *P. farinalis* s'infeste donc à l'état de chenille et les cysticercoïdes trouvés chez les Papillons proviennent d'un parasitisme contracté à l'état larvaire.

Resterait à élucider une dernière question. J'ai infesté à la fin de l'été un certain nombre de Chenilles qui se sont peu après chrysalidées. Auraient-elles éclos l'année suivante et, dans ce cas, que serait-il advenu de leurs parasites? Cette

étude si intéressante des rapports du parasitisme et de l'hibernation n'a malheureusement pu être poussée comme je l'aurais désiré, par suite des événements de ces dernières années qui m'ont obligé plusieurs fois à abandonner mes travaux. Je m'efforcerai d'y revenir dès que les circonstances le permettront.

H. — *Anisolabis annulipes* Lucas, 1847

Ce Forficulide a été trouvé porteur du cysticercoïde d'*H. diminuta* par GRASSI et ROVELLI. Il est rare en France, probablement localisé en Provence. On le récolte dans les endroits un peu humides, sous les pierres, les tas de ligée, les aiguilles de Pin, les détritrus de toutes sortes. Il n'est donc pas directement en contact avec les Rongeurs domestiques et ne doit être qu'un hôte occasionnel du cystique. Je l'ai reçu d'Hyères (Var) à la fin de septembre, mais n'ai réussi qu'une fois sur huit à l'infester. Il paraît donc assez peu sensible au parasite. Il était conservé à 25° et vivait parfaitement en captivité.

I. — *Anisolabis moesta* Serville, 1839

Cette espèce est plus commune que la précédente ; sa répartition et son habitat sont les mêmes ; on peut donc lui appliquer ce que nous avons dit d'*A. annulipes*. Elle m'a été envoyée avec la précédente, 12 individus ayant absorbé des œufs d'*H. diminuta* sont restés indemnes.

Ces deux *Anisolabis* ont été récoltés par M. CHOPARD, secrétaire de la Société entomologique de France, qui a bien voulu, en outre, me documenter sur leurs mœurs. Je lui en adresse tous mes remerciements.

Comme pour les autres Insectes méridionaux, j'ai cherché si des Orthoptères communs de la région parisienne vivant dans les habitations pouvaient remplacer l'*A. annulipes*. Je me suis adressé au Forficule Perce-Oreilles et aux Blattes des boulangeries.

J. — *Forficularia auricularia* Linné, 1758

34 individus se sont montrés réfractaires, disséqués au 20^e jour,

K. — *Blatta orientalis* Linné, 1758

L'infestation de ces Insectes, à tous les stades, n'a donné aucun résultat.

L. — *Phyllodromia germanica* (Linné, 1767)

Résultats également négatifs à tous les stades. Cependant après le repas, on voit, dans le tube digestif, des œufs ayant perdu leur coque externe, mais l'embryon est immobile et là s'arrêtent les phénomènes d'évolution.

M. — *Musca domestica* Linné, 1833

Comme pour les Insectes à métamorphoses, j'ai essayé l'infestation de la larve et de l'adulte.

Larves. — J'ai expérimenté avec 49 larves de tout âge. Disséquées du 15^e au 20^e jour, soit encore à l'état larvaire, soit en pupes, soit déjà adultes, elles ont toujours été réfractaires.

Adultes. — De nombreuses expériences ont été faites sur le pouvoir de dissémination des germes pathogènes par les Mouches domestiques. W. NICOLL et E. HART (*in* thèse COUDRAY, 1913, pp. 72-76) ont démontré que les Mouches sucent volontiers les anneaux de Cestodes, mais ne peuvent aspirer que les œufs dont les dimensions n'excèdent pas 43 μ . C'est ainsi que ceux de *Tænia serrata* Goeze, 1782, passent facilement, leurs dimensions étant de 33-35 μ . Par contre, ceux d'*H. diminuta* étant de 54-86 μ d'après STILES, de 60 à 65 μ d'après mes observations ne peuvent être absorbés. Pour m'en rendre compte, j'ai mis en contact des mouches avec un repas infestant, Les Insectes ont sucé avec avidité la pâtée offerte ; la plupart sont morts les jours suivants. Leur tube digestif ne contenait pas d'œufs, mais seulement des particules de noir animal. *Musca domestica* ne peut donc pas s'infester. Je reviendrai sur ces faits, à propos d'autres expériences avec cet Insecte, aux chapitres V et VI.

J'ai cherché à vérifier les découvertes de NICOLL et MINCHIN et de Johnston sur les Puces de Rat.

Nous avons discuté, à propos de *Dipylidium caninum*, la question de savoir si la Puce s'infestait à l'état adulte, nous avons conclu que c'était impossible. Je n'ai pas cru devoir faire à nouveau des coupes transversales de trompes pour démontrer que leur calibre n'admettait pas l'œuf d'*H. diminuta*, les pièces buccales de toutes ces espèces voisines ayant sensiblement les mêmes dimensions. Il suffit d'ailleurs d'examiner une trompe sectionnée à côté d'un embryon dans ses enveloppes pour se rendre compte que la pénétration ne peut avoir lieu. J'ai néanmoins fait piquer 13 *Xenopsylla cheopis* Roths. et 11 *Ceratophyllus fasciatus* Bosc sur des Rats dont la peau était barbouillée d'anneaux mûrs d'*H. diminuta*. Jamais les œufs n'ont passé dans le tube digestif. En outre la Puce adulte, exclusivement adaptée au régime sanguicole, se laisse mourir de faim en présence d'anneaux frais sans chercher à piquer au travers; 7 *X. cheopis* ainsi mises en contact sont mortes ayant leur tube digestif entièrement vide.

J'ai alors essayé l'infestation des larves.

N. — *Ceratophyllus fasciatus* (Bosc, 1801)

Cette espèce est de beaucoup la plus communément trouvée chez le Rat; dans la région parisienne, c'est à peu près la seule. Rare en hiver, elle abonde en été et en automne. A Alger, je l'ai capturée facilement au commencement d'avril. A Salonique, on la voit à partir du milieu de mars. L'élevage sur le Rat en est naturellement très facile, puisqu'elle se trouve sur son hôte de choix.

La larve s'infeste sans difficulté expérimentalement si elle n'est pas trop âgée, auquel cas elle se met en cocons sans prendre de nourriture. Avec des animaux de taille moyenne on réussit presque à coup sûr: les embryons se libèrent de leurs enveloppes dès leur arrivée dans le tube digestif. Ils passent aussitôt dans la cavité générale et commencent de suite leur évolution que nous étudierons plus loin. On peut donc faire ici la même remarque qu'à propos de la chenille de *Pyralis farinalis*; les hexacanthés se développent immédiatement après leur arrivée dans la cavité générale, sans attendre l'éclosion de l'hôte

adulte ainsi que cela avait lieu pour *Dipylidium caninum* chez la Puce du Chien.

J'ai infesté avec une égale facilité les *C. fasciatus* provenant de Paris, d'Alger et de Salonique.

O. — *Xenopsylla cheopis* (Rothschild, 1904)

Cette espèce n'existe pas à Paris. A Alger et à Salonique elle apparaît avec la précédente mais elle est moins fréquente. Néanmoins je me la suis procurée sans difficulté. Ces mœurs sont les mêmes que celles de *C. fasciatus* ; son élevage et son infestation réussissent également bien.

Ces deux espèces, les plus souvent rencontrées sur le Rat, étant d'une sensibilité à peu près égale à celle de *Tenebrio molitor* adulte, je considère que, dans la nature, elles forment, avec ce Coléoptère, les hôtes intermédiaires naturels du Cestode.

P. — *Leptopsylla musculi* (Dugès, 1832)

D'après JOHNSTON, cette Puce du Rat, commune à Sydney, ne montre jamais le cysticercoïde d'*H. diminuta*. Elle est plus rare que les précédentes, j'ai pu cependant en avoir un élevage à Salonique. La larve s'est aussi bien infestée expérimentalement que celle des deux autres.

Q. — *Pulex irritans* Linné, 1758

La Puce de l'Homme, fréquente à Paris, peut vivre occasionnellement sur le Rat. Elle s'élève sur cet animal avec quelque difficulté. A l'état larvaire, elle s'infeste également.

R. — *Ctenocephalus canis* (Curtis, 1826)

La Puce du Chien, également commune à Paris, s'élève assez médiocrement sur le Rat. On peut aussi l'infester à l'état larvaire, mais elle donne un pourcentage moins élevé de réussite.

J'ai aussi cherché, mais sans succès, à infester des larves de Puces (*sp. ?*) trouvées dans la cage d'un Hérisson et d'un Léroty.

D'autre part, j'ai essayé de voir si, dans la nature, les Puces de Rat montrent fréquemment le cysticercoïde d'*H. diminuta*. Ces recherches m'ont été facilitées par le Dr JOLLY, directeur du service de prophylaxie antipesteuse établi à Salonique par l'armée d'Orient. Le Rongeur le plus fréquemment capturé est *E. norvegicus*. Nous avons dit qu'il héberge *H. diminuta* dans la proportion de 17 sur 23. Pendant la belle saison, il est couvert de Puces : de mars à juillet, j'ai examiné :

281	<i>C. Fasciatus</i>
137	<i>X. Cheopis</i>
46	<i>L. Musculi</i>
Total. . . .	464

Quelques autres Puces n'appartenant pas à ces espèces n'ont pu être identifiées sur place. Elles seront décrites ultérieurement.

Jamais elles n'ont montré de cysticercoïde. Cette absence qui pourrait paraître invraisemblable s'explique cependant si l'on considère que les Puces trouvées sur un Rat au moment de sa capture ne représentent qu'une infime partie de celles qui passent sur lui et vagabondent sur ses congénères. Les faits de ce genre ne sont pas rares en parasitologie. En outre, un cysticercoïde peut toujours passer inaperçu à l'examen, s'il est dissimulé par les organes de l'hôte. Enfin, si je n'ai pas trouvé le cysticercoïde, les auteurs anglais et australiens, plus heureux que moi, l'ont signalé ; il existe donc bien dans la nature.

Pour être complet, j'ai également recherché si *H. diminuta* pouvait, comme *H. nana* que nous étudierons plus loin, avoir un développement direct, et si le cysticercoïde pouvait se former chez l'hôte définitif. Quatre rats et quatre souris ont absorbé des œufs du Cestode ; sacrifiés au 27^e jour, ils étaient entièrement indemnes.

Je répète que pour toutes les recherches avec les hôtes intermédiaires il a été infesté chaque fois des témoins ; généralement *Tenebrio molitor*, parfois *C. fasciatus* ou *X. cheopis*, dont la

sensibilité est connue. Ces animaux ont partagé le repas mis à la portée des animaux en expérience ; je ne compte comme résultats négatifs que ceux où les témoins ont pris le parasite, prouvant ainsi que le matériel infestant était bien apte à évoluer.

En résumé :

1° Le cysticercoïde passe par des hôtes intermédiaires ;

2° Ces hôtes intermédiaires s'infestent avec plus ou moins de facilité dans les mêmes conditions. Ce fait, joint à la connaissance de leur habitat et de leurs mœurs, c'est-à-dire des chances qu'ils ont de se trouver en contact avec le Rongeur hébergeant la forme adulte, permet de les classer en hôtes habituels et occasionnels.

Je les ai indiqués dans le tableau récapitulatif suivant :

Ordre	Hôte habituel	Hôte occasionnel	Espèces voisines réfractaires
Coléoptères	<i>Tenebrio molitor</i>	<i>Geotrupes sylvaticus</i>	<i>Asida Dejeani</i>
»		<i>Scaurus striatus</i> ⁽¹⁾	<i>Blaps mortisaga</i>
		<i>Akis spinosa</i> ⁽²⁾	
Lépidoptères		<i>Pyralis farinalis</i>	
Orthoptères		<i>Anisolabis annulipes</i>	<i>Anisolabis moesta</i>
»			<i>Forficula auricularia</i>
»			<i>Blatta orientalis</i>
»			<i>Phyllodromia germanica</i>
Diptères			<i>Musca domestica</i>
Aphaniptères	<i>Ceratophyllus fasciatus</i>	<i>Leptopsylla musculi</i>	
»	<i>Xenopsylla cheopis</i>	<i>Pulex irritans</i>	
»		<i>Ctenocephalus canis</i>	
Chilognathes ⁽³⁾ (Myriapodes)		<i>Fontaria virginica</i>	
»		<i>Iulus</i> (sp ?)	

(1) et (2) D'après GRASSI et ROVELLI.

(3) D'après NICKERSON.

Je classe, un peu arbitrairement peut-être, les Myriapodes américains parmi les hôtes occasionnels, pensant que leur habitat ne coïncide pas exactement avec celui des Rats domesti-

ques, si du moins leurs mœurs sont analogues à celles des Iules de notre pays.

En terminant, je désire attirer l'attention sur un fait bizarre et inexpliqué. Pour avoir des anneaux mûrs d'*H. diminuta*, j'ai dû autopsier un grand nombre de rats de diverses provenances. En 1913-1914, ils étaient capturés à la ménagerie du Muséum d'Histoire naturelle où ils abondent. Les Cestodes hébergés par eux évoluaient normalement chez les hôtes intermédiaires. Pendant la guerre, je me suis procuré mon matériel en d'autres endroits de Paris ou de province ou même d'Orient, suivant mes affectations militaires. Partout, les infestations expérimentales m'ont donné le même pourcentage de succès. De retour à Paris en 1919, j'ai tenté de continuer mes expériences en reprenant des rats au Muséum. Cette fois, malgré de nombreux essais effectués durant tout l'été, il m'a été impossible d'obtenir une seule infestation expérimentale, même avec les hôtes les plus favorables, tel *Tenebrio molitor*, provenant toujours des mêmes élevages. Les *H. diminuta* d'autres rats, capturés ailleurs, ont évolué normalement. Il semble donc que la cause de mes échecs provienne des Cestodes hébergés par les rats du Muséum. Il y aurait une véritable maladie sur ces Vers, les empêchant d'évoluer, qui se serait développée depuis la guerre. Peut-être existe-t-il un rapport entre ce fait et l'habitat des Rongeurs qui se trouvent vraisemblablement en rapport avec une faune parasitaire très variée, provenant des animaux exotiques de la ménagerie.

Il semble que les anneaux mûrs des Cestodes en question se vident prématurément, ils n'ont pas l'aspect blanc, opaque de ceux qui sont remplis d'œufs. Ces œufs possèdent la structure normale, leurs coques sont bien formées et l'examen à l'état frais ne révèle aucune altération. L'histologie du Ver ne montre pas de lésion, j'y ai recherché notamment les kystes de Microsporidies, assez fréquents chez d'autres Cestodes, par exemple *Moniezia expansa* (RUDOLPHI, 1810).

II. — Infestation de l'hôte définitif

Suivant la règle générale, elle s'obtient bien plus facilement que celle de l'hôte intermédiaire. Il suffit de faire avaler au

Rat des Insectes porteurs de cysticercoïdes. Comme je l'ai déjà dit, les Rongeurs ne se montrent pas friands des gros Coléoptères à téguments coriaces, tels *Blaps mortisaga*, *Akis spinosa*, mais ils mangent volontiers tous les autres, notamment les hôtes intermédiaires habituels : *Tenebrio molitor* et leurs Puces. L'expérience réussit toujours sur de jeunes animaux récemment sevrés, les adultes y sont également sensibles. Je noté qu'une femelle, fécondée depuis une semaine a été infestée, sans que sa gestation en soit modifiée. En sacrifiant les Rats au bout de quelques jours on voit le cou et les premiers anneaux formés. Au 9^e jour, les Vers ont 25 millimètres environ, parfois 33 et pouvant même atteindre 54. Ces dimensions ont toujours été prises sur des Cestodes complets morts en extension dans de l'eau physiologique tiède et refroidie.

Je n'ai éprouvé d'insuccès que dans les cas où j'infestais des Rats déjà porteurs de l'espèce voisine, *Hymenolepis fraterna*. Nous reviendrons sur ce fait au chapitre suivant.

ARTICLE III

Développement du cysticercoïde d' « *Hymenolepis diminuta* »

L'évolution de l'embryon est la même chez ses divers hôtes intermédiaires. Les premiers stades, en raison de la petite taille du parasite sont surtout visibles dans les coupes de larves de Puces; quand l'évolution est plus avancée, il est préférable d'isoler les parasites par dissection d'Insectes plus volumineux, tels *Tenebrio molitor* et de les débiter en coupes. Ce développement est représenté dans les planches IV, V, VI; on trouvera dans la légende les indications nécessaires à leur compréhension.

En même temps que ses changements de forme, je me suis efforcé de préciser les plus essentielles modifications de structure de parasite. Voici les méthodes de coloration utilisées.

I. — *Emploi des colorations pour l'étude du cysticercoïde*

L'étude histologique complète sortirait du cadre de ce travail; elle me paraît d'ailleurs singulièrement difficile à aborder

vu l'état peu avancé de nos connaissances sur l'origine et la nature des tissus de Cestodes. J'ai néanmoins essayé d'utiliser les méthodes de coloration dont se servent les histologistes et les anatomo-pathologistes pour l'étude des formations conjonctives et autres analogues des animaux supérieurs. Une objection toutefois peut être faite. Est-on en droit de conclure du Vertébré à l'Invertébré ? Peut-on affirmer la nature d'un tissu de Cestode parce qu'il prend la coloration caractéristique de ce tissu chez les animaux supérieurs ? Sans vouloir me prononcer d'une façon catégorique, je pencherais volontiers pour l'affirmative. Si les tissus ne sont pas identiques ils sont au moins très voisins ; offrant la même réaction aux matières colorantes, ayant une évolution et une signification analogues.

Ainsi que je l'ai dit au chapitre II, j'ai employé la méthode de coloration de MANN (1902) ; celle de MASSON au safran, hémalun, éosine (1911) ; celle de CURTIS (1905) simplifiée par LANGERON (1916). En même temps que les préparations de cysticercoïdes, je colorais, comme témoins, des tissus de Cestodes adultes, spécialement *H. diminuta* et des organes de Vertébré ayant une structure facile à reconnaître, comme des coupes d'intestin.

Chez les Vers adultes, le tissu parenchymateux donne avec la coloration de CURTIS une teinte bleu ardoisé ne pouvant guère être assimilée à la couleur jaune ou verdâtre des protoplasmes de Vertébrés ; cette teinte se retrouve dans tous les Cestodes adultes ou larvaires ; les cysticerques à structure compliquée (*C. fasciolaris* Rud.) en sont composés en grande partie, de même la membrane prolifère des kystes hydatiques. Par contre, les colorations de MASSON et de MANN donnent des réactions rappelant exactement celles du protoplasme des animaux supérieurs : rouge saumon avec la première, violette avec la seconde.

Les travées qui parcourent ce parenchyme se colorent comme la fibre musculaire des Vertébrés ; en jaune par la méthode de CURTIS, en rose par celle de MASSON et de MANN. Elles sont entourées d'une gaine prenant la réaction du parenchyme. On retrouve ce tissu, beaucoup mieux caractérisé, formant les parois fortement musclées des conduits génitaux ; poche du cirre, réceptacle séminal.

Le tissu donnant la réaction du collagène des animaux supérieurs est rare. On en voit des amas aux environs du vitello-gène et des vitelloductes. Chez le *Tænia saginata* G., il y en a aussi entourant le vagin et la poche du cirre, surtout après la fécondation.

II. — *Pénétration de l'embryon, son hypertrophie ; formation de la lacune et des pôles.*

Chez une larve ayant absorbé un repas infestant, dont la composition a été indiquée p. 47, on observe les faits suivants. Au bout de trois heures, l'intestin montre à son intérieur un grand nombre d'œufs et de coquilles vides ainsi que des hexacanthés libres. Les parasites semblent éclore dès qu'ils arrivent en milieu favorable, on voit déjà des embryons débarrassés de leurs enveloppes au niveau des premiers segments de la larve (Pl. IV, fig. 1). A cet endroit, il se fait un passage très actif de parasites qui traversent la paroi du tube digestif et s'enfoncent dans la cavité générale (Pl. IV, fig. 2 et 3). Est-ce l'effet d'un tactisme particulier ou bien la pénétration est-elle plus facile dans cette région ? Le reste de l'intestin présente de nombreuses enveloppes vides et aussi des œufs complets qui écloreont dans la suite de leur trajet ; on en trouve même qui parviennent dans l'ampoule rectale sans être altérés et sont expulsés tels quels, leur maturation n'étant sans doute pas suffisante.

Les parasites, arrivés dans la cavité générale cheminent à travers le corps sans paraître obéir à aucune influence ; ils évoluent généralement au sein des masses adipeuses, on en trouve d'ailleurs un peu partout. Leur mobilité est extrême à ce moment, ils la manifestent par de fréquents mouvements de contraction et d'extension.

Plus tard, sur des larves examinées 48 heures après l'infestation qui a duré elle-même 46 heures, autrement dit sur des larves infestées depuis 48 à 94 heures, on trouve l'embryon ou onchosphère entouré d'une cuticule assez mince lui appartenant en propre et qui s'épaissira à mesure du développement. Il est formé de grosses cellules non différenciées qui prolifèrent

activement, De là résulte une hypertrophie de l'embryon ; sa forme de sphérique, devient ellipsoïdale et les crochets se trouvent rejetés à l'un des pôles (Pl. V, fig. 1). En réalité, l'embryon n'a pas la forme d'une sphère ou d'un ellipsoïde réguliers, il s'allonge suivant la résistance que lui offrent les organes de son hôte, en vertu de sa grande élasticité qui lui permet de s'adapter facilement aux conditions dans lesquelles il évolue.

En même temps se creuse la lacune primitive. Entre les cellules apparaissent des interstices qui s'agrandissent et se réunissent, finalement forment une cavité, son début est souvent central, parfois excentrique.

La lacune grandit et bientôt occupe toute l'onchosphère, à l'exception d'une couche cellulaire qui s'aligne à la périphérie et des deux pôles qui vont se différencier. Nous appellerons celui qui porte les crochets : pôle postérieur ou caudal et l'autre : pôle antérieur ou céphalique.

Cette évolution est plus ou moins rapide. Dans un cas où les larves avaient été mises en contact pendant 40 heures avec les œufs de Cestode, puis retirées et examinées au bout de trois jours; soit 3 à 4 jours $1/2$ après l'infestation, on voyait un embryon dans la cavité générale non augmenté de volume, tandis que l'autre avait déjà pris une forme ellipsoïdale. Au bout de 6 à 8 jours dans une expérience, de 8 à 10 jours dans une autre, la lacune primitive commençait à se former. D'autre part, après 12 et 14 jours, on peut déjà trouver des cysticercoïdes complets. Il y a donc de grandes variations de vitesse dans l'évolution, suivant les saisons, la température, l'hôte et probablement aussi d'autres facteurs qui nous échappent. En faisant la moyenne de toutes mes observations je trouve qu'une quinzaine à une vingtaine de jours suffisent pour la formation du cystercœide chez ses hôtes normaux.

III. — *Différenciation de la lacune et du pôle céphalique*

Continuons l'histoire de notre parasite. Nous avons dit qu'il était formé de trois parties : le corps proprement dit ou embryon hypertrophié occupé en grande partie par la lacune

primitive, le pôle antérieur ou céphalique, le pôle postérieur ou caudal portant les crochets.

A un stade plus avancé (Pl. V, fig. 3) l'embryon a considérablement grossi ; il se compose d'un cuticule, d'une couche cellulaire et de la lacune. Le pôle céphalique s'allonge et devient le siège d'une intense prolifération ; les cellules se multiplient activement ; elles sont régulières, bien délimitées, présentant tous les caractères d'un tissu jeune. L'extrémité caudale s'allonge aussi, entraînant plus ou moins les crochets dont nous verrons la destinée ultérieurement. La lacune pénètre dans la queue en formation.

A partir de ce moment, la forme de la larve varie suivant les conditions où elle se trouve placée. Dans les cas les plus favorables, lorsqu'aucun obstacle ne s'oppose à son développement on obtient des figures analogues à celles de la planche VI, figure 1. La queue est séparée du corps par un étranglement, en même temps que le pôle céphalique se différencie. Mais souvent les organes de l'hôte s'interposent en empêchant cette progression régulière ; on a alors des formes en sablier (Pl. V, fig. 4), dans lesquelles le corps au lieu d'être arrondi, est comprimé latéralement et prend la forme d'un ellipsoïde allongé. D'autres fois, la larve est obligée, pour se développer, de se replier sur elle-même (Pl. VI, fig. 2) ; le corps n'existe pour ainsi dire plus, le pôle céphalique s'accroît en longueur. Il est douteux que des larves ainsi gênées dans leur évolution puissent arriver à maturité.

Alors apparaissent d'importantes différenciations. La cuticule se borne à augmenter d'épaisseur, mais le tissu parenchymateux subit deux processus différents. D'une part, il dégénère, de l'autre il continue à proliférer. La dégénérescence consiste en une formation mésenchymateuse à cellules étoilées, dont les prolongements se rejoignent ; des espaces vides se forment, reliés par des travées lâches ; les corps cellulaires disparaissent. Peu à peu ces formations envahissent plus ou moins la lacune, surtout au niveau de l'étranglement caudal et à la base du prolongement céphalique (Pl. VI, fig. 1 ; Pl. V, fig. 4). Elles montent même à son intérieur suivant un axe. Cette dégénérescence s'oppose aux cellules parenchymateuses des stades précédents qui persistent à la périphérie du corps, formant

une couche sous-cuticulaire qui se régularise. Quant à la prolifération, elle se limite de plus en plus à certaines régions du pôle céphalique et finit par former l'ébauche du rostre et des ventouses (Pl. VI, fig. 1, A).

Tous ces tissus présentent la réaction du parenchyme : bleu ardoisé par la méthode de CURTIS, saumon par celle de MASSON (Pl. VI, fig. 1 et 2) et violet par celle de MANN.

Plus tard la lacune du corps se comble, à l'exception d'un espace destiné à recevoir le scolex après invagination ; elle est envahie par du mésenchyme qui se condense autour de la cavité ainsi réduite en la délimitant nettement (Pl. VI, fig. 3, C). Les cellules perdent leurs noyaux et il apparaît un tissu donnant la réaction des fibres conjonctives et du collagène chez les Vertébrés (B), soit jaune par la méthode de MASSON. Les cellules de parenchyme persistent à la périphérie, leur couche se régularise et elles s'allongent. Le scolex a considérablement évolué (A), on y distingue nettement l'ébauche du rostre et des ventouses. Il contient à son intérieur une colonne de tissu fibreux.

IV. — *Evolution du pôle postérieur*

Le pôle postérieur se développe fort différemment suivant les individus. Nous verrons plus loin que la queue doit probablement être considérée comme un organe ancestral n'ayant aucune utilité. Aussi son évolution est loin d'être aussi régulière que celle du pôle céphalique. Nous pouvons la résumer ainsi : allongement, puis disparition partielle par étranglement. Mais ces deux processus sont loin de se faire de la même façon. Dans un premier type, l'allongement se fait normalement ; à mesure qu'elle grandit la queue est envahie par le mésenchyme qui comble peu à peu la lacune, laquelle ne persiste plus guère qu'à l'extrémité sous forme d'une petite vésicule. La figure 3 de la planche V montre une larve semblant vouloir évoluer ainsi. Dans ce cas, un étranglement se forme et la petite sphère se détache, ordinairement au moment où le cysticercoïde va arriver à maturité. Parfois le tissu mésenchymateux pénètre dans toute la lacune, l'extrémité de la queue n'est pas plus grosse que le reste ; elle tombe néanmoins par

étranglement, mais pas constamment. On observe les deux variétés de cystiques, complets ou ayant perdu leur extrémité.

Dans un second type, la scission se fait à un niveau plus élevé et à des époques variables de l'évolution (Pl. VI, fig. 3 et 4 ; Pl. V, fig. 6). Il ne reste plus à maturité qu'un moignon plus ou moins grand.

D'autres fois, les deux séparations ci-dessus décrites ont lieu. On peut voir alors (Pl. V, fig. 5) un cysticercoïde mûr dont l'extrémité est déjà disparue, ainsi qu'en témoignent les lambeaux de tissus restés à cet endroit; tandis qu'une deuxième scission se prépare plus haut.

Enfin il n'est pas rare de rencontrer des queues présentant plusieurs renflements suivis d'étranglements.

On observe tous les intermédiaires entre ces divers processus que j'ai été obligé de classer en types pour la commodité de la description. Je me suis borné à dessiner les plus caractéristiques, mais il aurait été facile de multiplier le nombre des figures montrant les nombreux aspects qu'offre cet organe. Comme je l'ai déjà dit, les scissions ne se font aucunement à une époque déterminée. Ainsi les cysticercoïdes des figures 5 et 6 de la planche V ont été extraits du même *Tenebrio molitor*, vingt et un jours après l'infestation. De même, le parasite de la figure 3, planche VI, n'est pas encore invaginé et n'a plus qu'une courte queue tandis que celui de la figure 5, planche V, à maturité complète en possède une presque entière.

Pour en finir avec cet organe, disons que dans le cas où elle existe encore au moment de pénétrer dans le tube digestif de son hôte définitif, elle se détache par un mécanisme que nous étudierons dans la suite. Tout le tissu lâche et mésenchymateux disparaît et il ne persiste que le parenchyme primitif qui présente encore une structure régulière à la naissance de la queue (Pl. V, fig. 7).

En somme, cet organe se développe suivant les conditions où il se trouve, les pressions que lui fait subir son hôte; sa fragilité de plus en plus grande en modifie l'aspect pour chaque individu. Nous avons vu déjà que les crochets de l'hexacanthé participaient à l'allongement de la queue; après ce que nous venons d'apprendre, il ne faut pas nous attendre à les trouver en des endroits fixes dans chaque cysticercoïde. Généralement

une paire existe dans la région antérieure, c'est la plus constante (Pl. V, fig. 5 et 6) ; elle demeure après séparation de la queue. La seconde paire est parfois voisine et se voit aussi après la scission (Pl. V, fig. 7), mais souvent elle est reportée beaucoup plus loin et disparaît avec l'extrémité qui se détache. Quant à la troisième, elle est entraînée jusqu'au bout de l'organe et tombe également à cette occasion. De plus, les crochets deviennent caducs lorsque leur rôle est achevé, c'est-à-dire que l'embryon est arrivé dans la cavité générale de son hôte. Il est probable qu'ils tombent au cours du développement, on voit souvent des cysticercoïdes bien entiers qui ne possèdent plus leurs trois paires au complet. Bien entendu on ne les cherchera pas sur les figures de la planche VI qui représentent des coupes sagittales et transversales. Je les ai figurées conventionnellement sur les figures 1, 2, 3, 4 de la planche V qui sont des reconstitutions de coupes sériées. En réalité on n'aurait dû montrer que leur pointe, la base se prolongeant dans les tissus sus ou sous-jacents pour s'y insérer. Pour plus de clarté ils ont été indiqués en entier sur le dessin, mais paraissent ainsi suspendus dans le vide de la lacune.

V. — *Invagination du scolex, description du cysticercoïde mûr*

Revenons maintenant au scolex. Nous l'avons vu près de s'invaginer (Pl. VI, fig. 3). Il suffit de comparer cette forme avec la suivante (Pl. VI, fig. 4) pour comprendre le processus. Le scolex entre dans la cavité préparée qui se trouve au-dessous de lui ; les choses se passent comme pour une gastrulation suivant la comparaison de GRASSI et ROVELLI. Cette opération, suivie sous le microscope, dure environ une demi-heure. Il est possible qu'elle soit plus rapide dans la nature. Le scolex, en pleine extension, s'enfonce peu à peu par des contractions successives et reste la plupart du temps à moitié engagé. Les parties latérales achèvent alors le mouvement ; elles montent et se resserrent au-dessus de lui à la façon d'une bourse dont on tire les cordons. Mais dans ce mouvement, elles entraînent la base de la tête du scolex, qui, tirillée de tous côtés, se fend et vient recouvrir le rostre et les ventouses comme un prépuce. Finalement la paroi du corps devenue maintenant la paroi du kyste,

peut être comparée à l'ectoderme d'un gastrula (Pl. VI, fig. 4, A-B-C D-E). Elle est fort différenciée à ce moment, comme nous allons voir. Ce qui reste de la cavité préparée avant l'invagination serait la cavité de segmentation (Pl. VI, fig. 4, F), mal délimitée du côté interne, où les travées mésenchymateuses provenant du déchirement du scolex, l'encombrent plus ou moins. La base de ce dernier organe fendue comme nous venons de le dire représenterait l'endoderme (Pl. VI, fig. 4, G). L'archenteron n'existe pour ainsi dire pas (Pl. VI, fig. 4, H), étant rempli par l'extrémité de la tête : rostre et ventouses (Pl. VI, fig. 4, I). Enfin le blastopore se verrait à l'extrémité supérieure, point de jonction des parois externes ; c'est en élargissant ce trou que le scolex s'évaginerait ultérieurement.

Pendant toute l'opération ci-dessus décrite, seuls le scolex et la partie supérieure du cystique sont en mouvement, la queue reste ordinairement immobile, cependant on observe parfois des contractions transversales se propageant comme des ondes dans toute sa longueur.

Étudions maintenant les profondes différenciations subies par la paroi du corps, devenue l'ectoderme supposé de la gastrula. Elles ont eu lieu pour la plupart avant l'invagination, au moins en ce qui concerne le tissu fibreux et la lame élastique qui sont déjà formés à ce moment. Cette structure se voit facilement sur les figures de la planche VI : 4, coupe sagittale colorée par la méthode de MANN ; 5 et 6, coupes transversales, la première colorée par la méthode de MASSEN, la seconde par celle de CURTIS. Le tissu fibreux qui apparaissait déjà avant l'invagination s'est considérablement développé (Fig. 4, 5, 6, D). Il s'est condensé à sa partie interne, a rempli tous les intervalles libres, pénétrant même à la base de la queue. De plus, s'infiltrant à travers les cellules sus-jacentes, il a formé une deuxième couche au delà de celle-ci (B) qui est unie à la première par des travées intercellulaires. Cette deuxième couche me paraît avoir la signification d'une membrane basale, en admettant que la cuticule soit l'équivalent d'un ectoderme ce qui est, comme on le sait, une question fort discutée dans laquelle je n'ai pas à prendre parti. Cette membrane, en coupe transversale, montre un épaississement aux deux pôles, qui se retrouve d'ailleurs plus ou moins marqué sur les autres cou-

ches des cysticercoïdes. Mais il ne s'agit point d'une bande de tissu spécial ne se voyant qu'à cet endroit comme une espèce de méridien ainsi que le figurent GRASSI et ROVELLI.

Les cellules du corps proprement dit (C) dont j'ai déjà signalé la tendance à s'aligner, forment maintenant une rangée régulière qui se prolonge un peu dans la queue (cf. aussi 5, 6, 7, Pl. V). Ce sont des éléments allongés qui, par la coloration de CURTIS et de MASSON continuent à donner les réactions du mésenchyme, mais la méthode de MANN les teint en rouge se différenciant des violets protoplasmiques voisins. Elles doivent donc avoir une signification musculaire, mise en évidence par cette excellente technique.

La cuticule de la paroi externe a augmenté d'épaisseur depuis le commencement du développement, elle se compose maintenant de deux parties : l'une formant la paroi externe percée de canalicules poreux, visibles dans les coupes transversales et l'autre invaginée qui est devenue la paroi interne (endoderme de la gastrula). La coloration de MANN ne montre aucune différence, mais celle de MASSON teint la seconde en rouge (fig. 5, B) lui donnant une réaction de fibre élastique. Enfin une autre lame de même nature (E) s'est formée à la partie interne de la couche externe et délimite l'ancienne lacune (F). Elle est colorée en rose par la méthode de MANN et de MASSON.

En définitive le cysticercoïde se compose de :

- | | | |
|---|---|------------------|
| A. — Une cuticule percée de canalicules poreux | } | paroi
externe |
| B. — Une membrane basale. | | |
| C. — Une couche de cellules allongées. | | |
| D. — Une couche de tissu fibreux. | | |
| E. — Une lame élastique. | | |
| F. — Une lacune. | | |
| G. — Une paroi interne, mal délimitée avec la lacune. | | |
| H. — Un interstice, presque rempli par le scolex. | | |
| I. — Le scolex. | | |

Tel est, *grosso modo*, le développement du cysticercoïde d'*Hymenolepis diminuta*. A l'état frais, on le distingue facilement à la loupe ou même à l'œil nu. Il se voit particulièrement bien dans une cuvette à fond noir. Sa densité le fait tomber au fond du récipient, ce qui permet de l'isoler par décantations

successives. Il est transparent, portant en son centre un petit point blanc, opaque, qui est le scolex et sa paroi interne.

Ses dimensions ne se modifient guère avec les différents hôtes qu'il parasite. Cependant, chez les Puces, il est parfois un peu plus petit. Normalement, le cystique, sans compter la queue, est un ellipsoïde assez régulier de 300 μ sur 150 μ . Le scolex proprement dit possède un diamètre de 100 μ environ. Quant à la queue, nous avons vu que sa longueur varie considérablement ; très développée, elle peut atteindre 900 μ .

La position du scolex est normale sur toutes les figures de nos planches, mais il arrive parfois qu'il accomplit un quart de tour sur lui même après invagination. Il s'ensuit qu'en examinant un cysticercoïde de profil, on aperçoit à son intérieur les quatre ventouses et le scolex de face, comme sur les coupes transversales de la planche VI. On trouve également des intermédiaires entre ces positions extrêmes, le scolex est vu de trois quarts ou incliné suivant divers angles. Je pense pouvoir interpréter ces aspects comme dus à la mobilité de la jeune tête. Elles se constatent d'ailleurs chez beaucoup d'autres cystiques. Les cysticercoïdes se présentent toujours isolés. Parfois ils sont tellement pressés les uns contre les autres que l'on pourrait croire à des formes ramifiées ; cependant un examen attentif les montre toujours indépendants. Je n'ai jamais observé les formes en grappe dont parlent GRASSI et ROVELLI, assez rares d'ailleurs d'après eux. De même les auteurs italiens décrivent des cysticercoïdes doubles, portant un kyste normal et un autre dégénéré à l'extrémité de la queue. Je n'ai jamais rien vu d'analogue, mais nous avons dit que la lacune pouvait former dans cette région une vésicule se détachant tôt ou tard, persistant quelquefois assez longtemps. Les travées mésenchymateuses qui l'envahissent lui donnent un aspect qui en impose en effet pour une véritable tête dégénérée si l'on ne connaît pas tous les types de transition entre cet aspect et tous les autres.

VI. — Développement des organes du cysticercoïde

Le rostre est difficile à suivre pendant son évolution. Chez *H. diminuta* adulte, une légère dépression l'indique à peine au sommet du scolex ; ainsi que l'a déjà écrit ZSCHOKKE (1888,

p. 64) : « On peut le considérer comme un organe rudimentaire ». C'est, en effet, ce que j'ai eu l'occasion de constater sur tous les exemplaires examinés. En raison de cette petite taille et de l'absence de crochets, il est beaucoup moins aisé de connaître son développement que celui des *Ténias armés*. Son invagination ne peut être notée au cours de l'évolution, comme pour les espèces voisines et il prend naissance par une ébauche analogue à celle des ventouses, mais plus petite. Au moment de l'invagination ses contours se précisent et il ressemble à un cône renversé (Pl. V, fig. 5 et 6). Comme l'a vu ZSCHOKKE « il est à peine protractile », et lorsque le scolex sorti de son kyste évaginé sera en pleine extension (Pl. V, fig. 7), il restera invaginé, ou presque, dans la plupart des cas.

Les ventouses, probablement en raison de cette quasi-absence de rostre, se développent elles-mêmes d'une façon fort simple. Quatre masses cellulaires prolifèrent et deviennent proéminentes. Elles prennent la forme de calottes sphériques appliquées sur le scolex. Puis la base de ces calottes se différencie en une large bande circulaire qui représente le futur bourrelet de la ventouse. La partie supérieure disparaît peu à peu et ainsi se creuse la cavité de l'organe. Elles sont déjà formées et mobiles au moment de l'invagination. Lorsque se fait l'évagination, elles sont encore plus protractiles et cherchent à se fixer (Pl. V, fig. 7). Leur diamètre est d'environ 30 à 35 μ . D'autre part, chez le *Ténia* adulte, elles ont, d'après R. BLANCHARD (1891) 95 à 110 μ sur 82 à 90 μ . Je leur trouve des dimensions analogues à l'état frais, oscillant autour de 100 μ , lorsqu'elles sont bien étalées. Leur taille à l'état larvaire est donc à peu près le tiers de ce qu'elle sera chez le Ver intestinal. On voit par là combien est difficile, par la méthode morphologique seule, l'identification des cystiques inermes qui ne possèdent aucun caractère définitif pouvant être pris comme terme de comparaison entre les formes larvaire et adulte.

Le développement des canaux aquifères doit être étudié sur des préparations fraîches, montées simplement dans l'eau physiologique. Les liquides éclaircissants rendent le cysticercoïde trop transparent pour permettre de les apercevoir.

Après formation de l'ébauche des ventouses, bien avant l'invagination, on commence à distinguer quatre travées obliques

qu'on pourrait comparer aux arêtes d'une pyramide quadrangulaire. En même temps apparaît l'anneau transversal. L'ébauche commence donc partout à la fois et non pas en un seul point. Plus tard, on distingue le système tel qu'il sera chez l'adulte, soit deux canaux de chaque côté du rostre, qui se bifurquent et donnent quatre conduits longitudinaux. Un peu au-dessous, on voit l'anneau transversal qui les relie, puis ils divergent et s'écartent ; ils formeront plus tard les canaux latéraux, un ventral et un dorsal de chaque côté parcourant la chaîne des anneaux. Pendant ce temps l'évolution du cysticercoïde a continué et l'invagination est prête à se faire. La figure

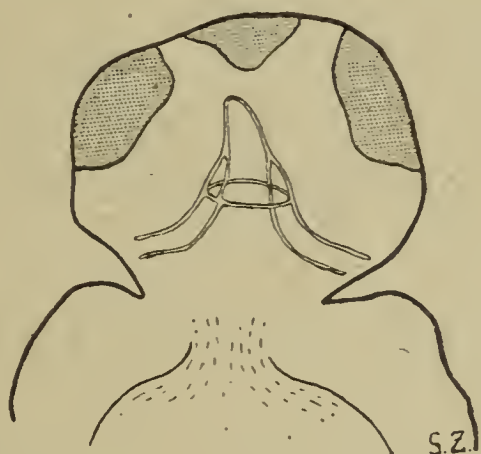


Fig. 2. — Partie supérieure du cysticercoïde d'*H. diminuta* avant l'invagination. Schéma d'après une préparation dessinée à l'état frais. Voir l'ébauche du rostre et des ventouses et le système aquifère déjà formé.

semi-schématique 2 représente un scolex à ce stade : on y voit l'ébauche du rostre ; des ventouses et le système aquifère formé ; le reste du parasite n'est pas dessiné. Lorsque l'invagination a lieu, les conduits sont entraînés par la déchirure de la base du scolex et leur partie inférieure remonte dans la paroi interne formant ainsi une anse. Au moment de l'évagination ils se redressent et prennent alors leur position normale.

La formation du système nerveux est fort difficile à suivre. Comme l'avaient déjà vu NIÉMIEC (1883) et ZSCHOKKE (1888), le scolex d'*H. diminuta* est trop petit pour favoriser les recherches sur l'appareil nerveux des Cestodes. Les méthodes usuelles, y compris celle de LOENBERG au bleu de Lyon utilisée par WATSON pour les Gyrocotyles (1911) et d'autres indiquées par TOWER pour *Moniezia expansa* (1900) ne m'ont donné que de très médiocres résultats.

Au-dessus de l'anneau vasculaire, on aperçoit une masse qui est la future commissure nerveuse ; elle paraît se former un peu après l'ébauche du rostre, en tout cas avant l'invagination. Quant aux nerfs qui se trouvent dans le rostellum, j'ai cru en distinguer des portions, mais je ne puis rien affirmer de catégorique à ce sujet. NIÉMIEC et ZSCHOKKE les ont également mal vus.

Les corpuscules calcaires ne sont pas encore visibles chez le cysticercoïde récemment invaginé. Ils n'apparaissent qu'ensuite. Sur le cysticercoïde mûr, ils sont à l'extrémité supérieure formant des amas autour de l'invagination ; on en trouve aussi quelques-uns épars dans tout le reste du corps. Ils sont asymétriques, à contours arrondis, atteignant 5 à 8 μ suivant leur plus grand axe, parfois 10 μ . Les figures des planches n'en montrent pas, l'acide acétique du fixateur de BOUIN ou de DUBOSCQ-BRASIL les ayant dissous ; c'est d'ailleurs nécessaire pour la bonne confection des coupes.

VII. — *Evagination du cysticercoïde*

Pour en terminer avec l'évolution de notre cysticercoïde, suivons-le après qu'il est arrivé dans le tube digestif de son hôte définitif, par déglutition de l'hôte intermédiaire. Vu l'impossibilité d'observer directement les faits, j'ai procédé ainsi. Des *Tenebrio molitor* infestés depuis 19 à 24 jours, sont tués par décapitation et disséqués dans l'eau physiologique. Un grand nombre de cysticercoïdes s'échappent de la cavité générale. Ils sont transportés dans des verres de montre contenant également de l'eau physiologique. Puis il est ajouté par très petites quantités à la fois, de l'acide chlorhydrique aux uns, une solution de soude caustique aux autres. L'acide dilué ne donne lieu à aucun phénomène ; concentré, il provoque d'abord la séparation de la queue puis la destruction du cysticercoïde qui disparaît dans le liquide. L'alcali, au contraire, à dose minime, à peine appréciable au tournesol, amène la chute de toutes les queues dont un moignon seul persiste, le reste paraît se dissoudre. En même temps, la cuticule et la couche de cellules allongées commencent à se désagréger et prennent un aspect plus transparent (Pl. V, fig. 7). Si l'on ajoute d'un seul coup

une quantité assez considérable de soude, jusqu'à réaction franchement alcaline au tournesol, on observe les mêmes phénomènes plus rapides ; le scolex n'est aucunement altéré et peut évoluer ultérieurement.

De cette action négative des acides et positive des alcalis, je pense pouvoir conclure que le cysticercoïde traverse l'estomac sans être altéré et ne sort de son kyste que dans l'intestin.

Aux verres de montre contenant les cysticercoïdes qui ont subi l'action de la soude, ajoutons maintenant du suc intestinal frais de Rat obtenu en râclant la muqueuse avec un scalpel, puis portons le tout à 37° ou chauffons légèrement sur une platine.

Le scolex s'anime à l'intérieur de sa vésicule et fait des efforts pour sortir. Son rostre s'allonge au maximum, s'insinue dans l'orifice de l'invagination, représentant la blastopore d'une gastrula suivant notre comparaison. Il en écarte les bords et passe par le trou ainsi agrandi, entraînant ce qui était la paroi interne de l'invagination (endoderme de la gastrula) c'est-à-dire sa propre base qui était remontée sur les côtés pendant l'invagination en se fendant, comme nous l'avons dit, et qui maintenant reprend sa position normale. Ce sera le cou du futur Ténia. Dans ce mouvement, les canaux aquifères se trouvent redressés et descendent maintenant le long du corps ; les travées mésenchymateuses qui encombraient la lacune (cavité de segmentation d'une gastrula), plus ou moins en connexion la paroi interne, se déchirent et forment un pédicule qui retient encore le scolex à son kyste. Puis les parois (ectoderme d'une gastrula) se referment en pinçant ce pédicule, tandis que le scolex animé de mouvements très vifs semble chercher à se fixer (Pl. V, fig. 7). Finalement il se libère ; peut-être dans la nature cette séparation n'a-t-elle lieu qu'après fixation de la tête sur la muqueuse intestinale. On remarquera sur notre figure 7 l'aspect bien différent des deux sortes de tissus : le jeune Ténia en pleine vitalité avec ses cellules bien formées, à contours nets, et le kyste qui dégénère.

Il semble que l'action préalable de la soude soit nécessaire, *in vitro*, pour amorcer l'opération. En faisant agir le suc intestinal seul, la dévagination ne se produit pas, ou au moins incomplètement. Quoi qu'il en soit, nous savons maintenant comment

a lieu la mise en liberté du jeune *Hymenolepis diminuta*. Son évolution larvaire est terminée, il ne lui reste plus qu'à se développer à l'état adulte.

VIII. — Réactions de l'Hôte

Reste une dernière question à envisager, celle des réactions de l'hôte intermédiaire. GRASSI et ROVELLI donnent une figure montrant le cysticercoïde enveloppé d'une membrane adventice fournie par l'insecte parasité (*Anisolabis annulipes* Lucas). Je n'ai rien observé de pareil. Un Insecte parasité expérimentalement contient presque toujours plusieurs cysticercoïdes, souvent un grand nombre, qui sont bourrés dans sa cavité générale, sans jamais provoquer de réaction. La figure 1 de la planche VII est une photographie de coupe longitudinale de *Ctenocephalus canis*. Elle passe dans la cavité générale, sans être médiane et la partie postérieure du corps de l'Insecte est seule représentée. On y distingue plusieurs cysticercoïdes enchevêtrés au milieu des tissus de la Puce, sans aucune altération de ces derniers. En vertu de leur élasticité, les parasites se glissent entre les organes de leurs hôte. Lorsque ceux-ci sont mobiles, tels par exemple les tubes de Malpighi, ils sont écartés par les cystiques.

Cependant, dans une larve de *X. cheopis*, j'ai vu un embryon à peine augmenté de volume être précocement muni d'une cuticule deux ou trois fois plus épaisse que celle observée communément, même chez les cysticercoïdes mûrs ; elle montrait nettement les canalicules poreux qui ne se voient guère qu'à la fin du développement. Accolé à cet hexacanthe s'en trouvait un autre, déjà très hypertrophié et montrant un début de lacune ; il était absolument normal. Il me semble difficile d'interpréter cette anomalie autrement que comme une formation tératologique de l'embryon. Si c'était une réaction de l'hôte, elle se serait fait sentir également sur l'autre cysticercoïde, qui était, comme je viens de la dire, accolé au premier. J'aurais dû aussi l'observer plusieurs fois dans les nombreux examens que j'ai faits chez divers hôtes. Je pense donc qu'il s'agit d'un développement exagéré et prématuré de la cuticule, qui a peut-être empêché l'embryon d'évoluer ; d'où

son état stationnaire, comparé au stade déjà avancé du voisin. Je n'ai jamais observé, chez les Insectes parasités, de modification dans la fonction génitale. La castration parasitaire n'existe pas, les mâles et les femelles fécondées ou non peuvent héberger le cystique. J'ai pu infester ces *Tenebrio molitor* isolés à l'état nymphal et n'ayant par conséquent jamais eu de rapports sexuels; d'autre part, il est fréquent de trouver des femelles parasitées pleines d'œufs parfaitement conformés. Des faits semblables s'observent chez les Puces.

Le cysticercoïde évolue d'une façon indépendante des métamorphoses de son hôte; il arrive à maturité soit dans la larve soit dans la nymphe, suivant l'époque à laquelle a eu lieu l'infestation. Le parasitisme ne favorise le développement d'aucun sexe; les Insectes qui en sont atteints éclosent mâles ou femelles dans les proportions habituelles.

Enfin, les animaux parasités ne manifestent aucun tropisme ni tactisme particulier, ils vivent au milieu des autres sans paraître souffrir ou être incommodés.

En somme, même en grand nombre, les cysticercoïdes n'apportent aucune entrave à la vie et à l'évolution de leur hôte; celui-ci se montre apparemment d'une indifférence absolue à l'égard de ses parasites.

Le développement d'*H. diminuta* peut donc être ainsi résumé.

Chez l'hôte intermédiaire :

- 1) Mise en liberté de l'embryon hexacanthé dans le tube digestif.
- 2) Pénétration dans la cavité générale.
- 3) Hypertrophie de l'embryon et formation de la lacune.
- 4) Allongement et différenciation des pôles : l'un antérieur, montre l'ébauche du rostre, des ventouses, des systèmes aquifères et nerveux; l'autre postérieur donne une queue, qui porte les crochets de l'hexacante et dégénère plus ou moins. Pendant ce temps, évolution histologique de la partie médiane qui deviendra la paroi du kyste.
- 5) Invagination du scolex dans la lacune.

Ce processus est le même chez tous les hôtes. Il commence dès l'arrivée dans la cavité générale; sans provoquer de réaction.

Chez l'hôte définitif :

Dès l'arrivée du cysticercoïde au point d'élection, évagination du scolex qui se fixe à la muqueuse intestinale en se libérant de son kyste. Elimination de ce dernier et croissance du jeune Ver.

ARTICLE IV

Considérations sur le développement d' « *Hymenolepis diminuta* »

Comparons l'évolution de notre cysticercoïde avec celle de formes voisines.

Hymenolepis anatina (KRABBE, 1869) du Canard, dont le cysticercoïde se trouve chez divers Crustacés Ostracodes du genre *Cypris* a été étudié par SCHMIDT (1894). Son développement peut être calqué sur celui d'*H. diminuta* à quelques différences de détail près. On observe la pénétration de l'hexacanthé, libéré de ses enveloppes dans la cavité générale de l'hôte ; son hypertrophie ; la formation d'une lacune ; la différenciation des pôles ; l'apparition d'une queue qui subit des grandes variations, interprêtées par l'auteur comme un signe de régression ; l'ébauche du rostre, des ventouses des systèmes nerveux et aquifères puis l'invagination et la formation des corpuscules calcaires. La seule différence est dans l'évolution du rostre, qui, au lieu d'être rudimentaire, comme chez *H. diminuta*, se trouve entouré d'une couronne de crochets bien visible. On voit l'extrémité antérieure s'invaginer légèrement dans le reste du scolex, puis le rostre bourgeonne au fond de la cavité tandis que les parois se referment sur lui. L'excavation a ainsi la forme d'un entonnoir posé sur sa base, ou, en coupe longitudinale, d'un Y renversé, le scolex poussant entre les deux branches de l'Y. Plus tard, il peut se mettre en extension. Bien entendu, cette petite invagination est indépendante de la grande, qui a lieu ensuite, de tout le scolex dans son kyste ; nous l'avons décrite chez *H. diminuta*. La paroi externe du cysticercoïde subit une différenciation histologique.

Chez *Hymenolepis fraterna* que nous étudierons dans le pro-

chain chapitre au point de vue expérimental seulement, les phénomènes suivis par GRASSI et ROVELLI, sont encore analogues. La maturation, plus rapide, a lieu au bout d'une centaine d'heures, les corpuscules calcaires apparaissent dès le début du développement. Le rostre, bien apparent et armé d'une couronne de crochets, se forme à peu près comme chez *H. anatina*; mais les ébauches des ventouses sont entraînées dans la petite invagination et se développent en dedans. Ensuite le rostre grandissant les fait retourner et elles acquièrent alors leur position définitive. Le kyste est beaucoup plus simple; la paroi externe se compose d'une seule rangée de cellules bordée par une cuticule mince. Le pôle postérieur se différencie peu, il s'allonge à peine et porte, comme d'habitude, les crochets de l'embryon.

Dypilidium caninum, étudié précédemment et également suivi par GRASSI et ROVELLI, évolue un peu différemment. La lacune primitive est excentrique, les corpuscules calcaires sont précoces. Ici, le rostre qui doit porter plusieurs rangées de crochets a un développement plus compliqué. On observe encore une petite invagination; elle s'étrangle et produit ainsi deux dilatations: l'une antérieure, l'autre postérieure; toutes deux se garnissent de crochets, ceux de l'antérieure persistent seuls. Les ébauches des ventouses se trouvent sur les côtés. Mais le pôle antérieur, où se sont accomplies comme d'habitude ces différenciations ne s'est pas allongé de telle sorte que lorsque la principale invagination a lieu, la partie antérieure de la larve rentre dans la postérieure; les ventouses sont entraînées et se trouvent à l'intérieur retournées en doigt de gant. La queue tombe et le cysticercoïde a la forme d'une poire. Il peut être comparé à celui d'*H. diminuta* dont on supprimerait la queue et la paroi externe, ne laissant que le scolex et la paroi interne, mais avec invagination plus profonde à laquelle participent les ventouses. Il s'ensuit que lors de l'évagination du kyste tout le cysticercoïde contribue à former l'adulte.

En somme, le développement d'*Hymenolepis diminuta* ne nous a rien appris de nouveau au point de vue zoologie générale. Les idées de VILLOT exposées au chapitre premier, sur le bourgeonnement du blástogène, et par suite sa classification des larves de Cestodes ne paraissent plus guère soutenables

actuellement. Cet auteur ne paraît avoir décrit que des formes mûres dont il n'a pas suivi l'évolution. Par contre, les observations de GRASSI et de ses élèves gardent toute leur valeur et cadrent bien avec ce que nous savons d'autre part. Le développement d'un cysticercoïde est essentiellement caractérisé par ce fait que l'ébauche des organes : rostre, ventouses, systèmes aquifère et nerveux précède l'invagination du scolex. Lorsqu'elle a eu lieu, ce dernier est enfermé dans le kyste représentant le cou du futur Ver (*D. caninum*) ou entouré lui-même d'une seconde enveloppe simple (*H. fraterna*) ou très différenciée histologiquement (*H. anatina*, *H. diminuta*). Dans ce dernier cas, qui paraît le plus fréquent, on peut avec les auteurs italiens, comparer le cysticercoïde à une gastrula schématique dont l'archentéron serait rempli par le scolex. Le liquide vésiculaire, qui existe peut-être dans la lacune primitive, disparaît probablement lorsque celle-ci, comblée en partie par des travées fibreuses, devient presque virtuelle après l'invagination ; elle représenterait la cavité de segmentation de la gastrula. Quant à la queue, organe en voie de régression, elle peut manquer (*D. caninum*) ou n'être qu'ébauchée (*H. fraterna*) ou atteindre une grande longueur en restant simple ou en se ramifiant. Ces divergences sont peu importantes ; nous avons vu toutes les variations qu'elle pouvait subir dans la même espèce.

Tous les cysticercoïdes décrits jusqu'à ce jour rentrent fort probablement dans ces groupes. Malheureusement, bien peu ont été suivis complètement. Pour beaucoup d'entre eux les descriptions déjà anciennes sont faites dans un simple but de diagnose, sans étude histologique. LUHE (1910), essayant une classification pratique pour les formes qui parasitent la faune d'eau douce allemande les divise en urodèles et anoures. Chez les premiers, la queue avortée (*H. nana*) ou bien développée, et, dans ce cas, simple ou bifurquée fournissent des caractères. Chez les seconds, il fait un groupe d'*Aploparaksis crassirostris* Mrázek dont la queue largement bifurquée forme encore un involucre protecteur autour du kyste ; les autres sont rangés dans les *Monocercus* Villot. Cette classification est évidemment la seule possible quant à présent.

Ainsi compris, les cysticercoïdes se rattachent tout naturelle-

ment aux cysticerques. Chez ces derniers, la taille est plus considérable, le liquide vésiculaire existe bien réellement et acquiert un volume appréciable ; quant à l'apparition des organes elle suit l'invagination au lieu de la précéder. Il y a donc, ainsi que le font remarquer GRASSI et ROVELLI, unité de type dans le développement des Cestodes. Reste la question des formes proliférantes : cénures, échinocoques et les *Polycercus*, *Staphylocystis*, *Urocystis* de VILLOT. GRASSI et ROVELLI les considèrent comme des formes secondaires, ayant acquis à nouveau la propriété de proliférer ; elles sont réductibles aux types précédents : une tête d'hydatide peut être homologuée au cysticercoïde de *D. caninum*.

Ainsi que je le disais plus haut, ces notions cadrent jusqu'à présent avec les faits observés ; mais il ne faut pas perdre de vue que les Cestodes dont le cycle évolutif nous est connu plus ou moins complètement sont en nombre infime, comparative-ment à la grande quantité d'espèces décrites. Dans ce travail expérimental, je n'aborderai pas les théories phylogénétiques et me contenterai d'indiquer qu'à ces deux groupes (Cysticerques et Cysticercoïdes) les auteurs italiens ajoutent un troisième, représenté par les Cestodaires à invagination initiale, sans involucre embryonnaire, soit l'*Archigetes*, dont l'extrémité antérieure s'invagine à volonté. Cette forme est à rapprocher des Plérocercoides des Bothriocéphales.

Tout récemment ROSEN, en collaboration avec JANICKI (1917) puis isolément (1918), a pu élucider le cycle évolutif de trois Bothriocéphales et prouvé qu'ils passaient chez deux hôtes intermédiaires : Crustacé et Poisson, avant d'arriver dans l'hôte définitif. L'embryon cilié (Coracidie) pénétrant chez le Crustacé, s'y transforme en Procercoïde, devient Plérocercoides chez le Poisson et Ver adulte dans l'intestin de l'hôte définitif. L'auteur suisse fait également de l'*Archigetes* un Bothriocéphale primitif, resté au stade procercoïde avec des organes génitaux en plus. Les *Caryophyllaeus* et *Cyathocephalus* sont aussi à homologuer aux Procercoïdes, mais passent déjà par deux hôtes ; on se trouve ainsi amené aux Bothriocéphales qui en exigent trois. L'évolution d'un Cestode se fait donc :

I. — Dans le même hôte (*Archigetes*).

II. — En passant dans l'intestin de l'hôte final (*Caryophyllaeus*, Ténias).

III. — En intercalant entre les deux un second hôte intermédiaire (La plupart des Bothriocéphales).

Il me semble qu'un type de transition entre les groupes II et III de ROSEN pourrait être fourni par le type *Cysticercus pisiformis* Zeder, qui accomplit son développement en deux fois, dans deux organes différents : foie et péritoine, chez le même hôte intermédiaire (Lapin) avant de passer dans son hôte définitif (*T. serrata* G. du Chien).

Nous verrons au chapitre suivant qu'*Hymenolepis fraterna* évolue chez un seul hôte. Il semble cependant difficile de le placer à côté de l'*Archigetes* vu ses évidentes affinités zoologiques avec le groupe II de ROSEN. Je crois qu'il s'agit plutôt d'une adaptation secondaire. Il est très possible d'ailleurs que d'autres Ténias aient également un développement direct.

CHAPITRE V

LES TÉNIAS NAINS DE L'HOMME ET DES RONGEURS

ARTICLE PREMIER

Historique

DUJARDIN (1843) a décrit chez plusieurs Rongeurs, notamment chez les Rats, un Cestode de petite taille qu'il a appelé *Tænia murina*. Malheureusement ce nom constitue une faute de nomenclature ; il existait déjà un *Tænia murina* décrit par GMELIN en 1790, qui n'est autre que *Cysticercus fasciolaris* Rudolphi, 1808. WEILAND a fait rentrer le parasite vu par DUJARDIN dans son sous-genre *Lepidotrias* nov. s. gen., subdivision du genre *Hymenolepis* nov. gen. (1858). R. BLANCHARD (1891 b) l'a maintenu dans les *Hymenolepis*.

D'autre part, BILHARZ, en 1851, a trouvé au Caire un parasite de l'Homme ressemblant au précédent, qu'il a nommé l'année suivante *Tænia ægyptiaca*. Mais la première description en a été donnée par VON SIEBOLD qui l'appelle *Tænia nana* (1852). C'est donc sous ce vocable qu'il doit être désigné suivant les lois de la nomenclature. WEILAND, dans le mémoire cité plus haut, l'admet dans son genre *Diplacanthus* nov. gen., et, R. BLANCHARD (1891 b) en fait un *Hymenolepis*.

STILES (1906) réunit ces deux Cestodes dans une seule espèce et fait du parasite murin une variété de celui de l'Homme, en l'appelant *fraterna*.

Nous avons donc, en définitive, la synonymie suivante :

Cestode du Rongeur :

Tænia murina Duj., 1843 (non *T. murina* Gmelin, 1790 = *Cysticercus fasciolaris* Rud., 1808),

Hymenolepis (Lepidotrias) murina Weiland, 1858.

Hymenolepis murina R. Blanchard, 1891,

Hymenolepis nana (v. Siebold, 1852) var. *fraterna* Stiles, 1906.

Cestode de l'Homme :

Tænia ægyptiaca Bilharz, 1852 (*non* Krabbe, 1869).

Tænia nana v. Siebold, 1852 (*non* Van Beneden, 1858).

Diplacanthus nanus Weiland, 1858.

Hymenolepis nana R. Blanchard, 1891.

Certains auteurs estiment qu'il ne s'agit que d'une seule espèce, se transmettant de l'Homme aux Rongeurs ; d'autres pensent que les deux parasites sont distincts. C'est ce que nous allons étudier au cours de ce chapitre. Dès à présent, pour plus de clarté, supposons qu'il s'agit de deux espèces différentes. Nous appellerons *H. nana* le parasite humain et *H. fraterna* celui du rat. Nous employons pour ce dernier l'appellation de STILES, ne pouvant utiliser celle de DUJARDIN, *murina*, pour la raison indiquée précédemment.

Essayons de résoudre la question par les méthodes morphologique et expérimentale.

ARTICLE II

Comparaison des deux Cestodes par la méthode morphologique

C'est l'étude des caractères qui ont été donnés comme pouvant servir à différencier les deux Vers.

Voici d'abord les descriptions originales de DUJARDIN et de VON SIEBOLD. Pour la première, les mesures sont données en millimètres.

« Ténia murin (*Tænia murina* Duj. *Nov. sp.*). Long de 25, large de 0,55 à 0,9, formé d'articles très nombreux, quatre à huit fois aussi larges que longs ; tête large de 0,32, avec une trompe courte épaisse, entourée d'une couronne simple de vingt à vingt-quatre crochets longs de 0,015 à 0,017 ; ventouses larges de 0,08 ; cou large de 0,15 ; premiers articles très courts ;

les suivants (mâles) longs de 0,07, larges de 0,53 à 0,60 ; les derniers remplis d'œufs mûrs longs de 0,13 à 0,17, larges de 0,80 à 0,90 ; tous les articles ayant leurs angles postérieurs un peu saillants, aigus, en dents de scie ; orifices génitaux unilatéraux ; testicule claviforme, étendu transversalement depuis le milieu jusqu'au réceptacle du pénis en forme de cornue, pénis lisse, très grêle, peu saillant : œufs elliptiques à trois enveloppes ; l'externe longue de 0,063, la moyenne membraneuse, plissée, longue de 0,03 ; l'interne plus résistante, un peu oblongue et terminée par une pointe obtuse à chaque extrémité ; embryon long de 0,029 à 0,030, avec les crochets de 0,013 à 0,016 (1845, pp. 464-465).

« *Tænia nana*. Corpus filiforme, depressum, caput antice obtusum, collum versus sensim attenuatum, acetabulis subglobosis restello pyriformi uncinulorum bifidorum corona armato. Articuli transversi, cirri omnes unum eundemque marginem spectantes. Ovula globosa tæsta lævi simplici instructa. Long. 6 lin. » (1852).

Ces définitions n'ont actuellement qu'un intérêt historique. Depuis, un grand nombre d'auteurs se sont attachés à étudier l'un et l'autre Cestodes dans le but d'y découvrir des caractères distinctifs ; il en résulte que de nombreuses descriptions ont été données qui ont amené à des conclusions dualistes ou unicistes.

Parmi les naturalistes croyant à deux espèces distinctes, je citerai : VON LINSTOW (1896), MONIEZ (1888), R. BLANCHARD (1891 *b*) ; les unicistes sont surtout : GRASSI et ROVELLI (1892), LUTZ (1894), MINGAZZINI (1898), MASSARI (1898).

Les ouvrages classiques de zoologie et de parasitologie qui admettaient généralement les deux espèces ont plutôt changé d'avis depuis un certain nombre d'années, sans doute à la suite des bonnes monographies de RANSOM (1906) et de STILES (1906), sur les *Hymenolepis* et Cestodes de l'Homme, dans lesquelles les auteurs américains adoptent définitivement des conclusions unicistes.

Il serait trop long de reproduire ici toutes les descriptions des deux parasites. Je vais seulement discuter les points de leur structure qui ont servi à fournir des caractères de différenciation.

Tout d'abord sont-ils comparables ? On sait depuis longtemps que les téguments mous des Cestodes peuvent prendre des aspects extrêmement différents suivant la position dans laquelle ils sont morts : rétractés ou en extension, soit partiellement, soit dans toute leur longueur. VAN BENEDEN (1850 *a*) avait déjà attiré l'attention sur ce fait et DE BEAUCHAMP (1905) a insisté sur la nécessité d'observer l'animal vivant. Les dimensions du cou, des anneaux, la forme des organes génitaux varient suivant qu'ils sont plus ou moins comprimés. Il est donc nécessaire, pour avoir des caractères fixes, de ne décrire que des animaux fixés en bonne extension.

Or les *Hymenolepis nana* et *fraterna* sont recueillis dans des conditions différentes. Celui du Rat est généralement récolté vivant, par examen de l'intestin du Rongeur après qu'il a été sacrifié ; il peut donc être examiné à l'état frais et fixé correctement. J'ai indiqué, à la fin du chapitre II, les méthodes m'ayant donné les meilleurs résultats. Le parasite humain, au contraire, est trouvé au cours d'autopsies faites au bout d'un temps variable après la mort ; on sait que dans les pays civilisés, la loi exige un délai de 24 heures. Plus souvent encore, il est expulsé par une médication antihelminthique. Dans ces cas, on ne rencontre la plupart du temps que des Vers incomplets, morts et ayant subi un commencement de putréfaction ; il faut se contenter de ce matériel.

Notons en passant que les grands Cestodes de l'Homme ne s'altèrent pas avec cette facilité. J'ai pu obtenir de bonnes coupes histologiques de *Tænia saginata* Goeze, 1782, évacué cependant par des agents thérapeutiques.

Voilà donc, dès à présent, une cause d'erreur pouvant fausser tous les examens. Il faudrait, pour obtenir des résultats comparables, que les *Hymenolepis* de l'Homme fussent récoltés comme ceux du Rat, en pratiquant l'autopsie immédiatement après la mort du sujet parasité. A ma connaissance, cette occasion ne s'est pas encore présentée.

Les caractères de diagnose donnés par les auteurs ne peuvent donc reposer que sur des points de structure faciles à observer ; il est toutefois possible que les deux Cestodes aient entre eux d'autres différences qui se verraient en examinant des matériaux mieux préparés.

Cette importante notion étant comprise, nous allons procéder ainsi pour discuter l'identité des deux *Hymenolepis*. Les caractères donnés comme distinctifs vont être examinés successivement. Pour chacun d'eux, j'expose d'abord l'opinion des auteurs, unicistes ou dualistes, résumées en un tableau, puis je donne le résultat de mes observations personnelles ⁽¹⁾.

I. — *Longueur totale* (exprimée en millimètres)

Hymenolepis nana

R. BLANCHARD : 10 à 15, exceptionnellement 20 à 25.
 BILHARZ : 12,5 à 22,6.
 MONIEZ : 15 à 20.
 LEUCKART : 15.
 STEIN, 12 à 15.
 GRASSI et CALANDRUCIO : 33 à 40.
 MIURA et YAMAZAKI : 20.
 DEADERICK : 18.
 V. LINSTOW : 14.

Hymenolepis fraterna

R. BLANCHARD : 25 à 40.
 MONIEZ : 30 à 40.
 DUJARDIN : 25.
 STOSSICH : 45.
 V. LINSTOW : 23 (Inconstant).

Ces diverses longueurs ne sauraient servir à distinguer les deux Cestodes. Elles sont beaucoup trop différentes suivant les divers auteurs. Comme l'ont déjà fait remarquer MERTENS, GRASSI et ROVELLI, l'*H. nana* de l'Homme est difficile à examiner en entier, car il est presque toujours expulsé par fragments. De plus, la longueur du Ver varie, comme nous venons de le voir, suivant la façon dont il a été fixé. C'est ainsi que l'un de mes *H. fraterna* mesurait 54 ou 35 millimètres suivant qu'il était vivant en extension dans l'eau physiologique tiède ou tué brusquement par l'alcool. Un autre, dans les mêmes conditions, avait successivement 61 et 39 millimètres de longueur. La longueur maxima observée chez *H. fraterna* a été de 139 millimètres en extension, soit 90 millimètres après rétrac-

(1) Voici les références bibliographiques des auteurs cités dans les tableaux qui suivent : R. BLANCHARD (1891 b), BILHARZ in V. SIEBOLD (1852), DEADERICK (1906), DUJARDIN (1845), FOLEY (1911), GRASSI et CALANDRUCIO (1887), GRASSI et ROVELLI (1892), KRABBE (1865), LEUCKART (1886), V. LINSTOW (1896), LOOSS (1914), MERTENS (1892), MIURA et YAMASAKI (1897), MONIEZ (1888), PERRONCITO (1887), PERRONCITO et AIROLDI (1888), RAILLIET (189), RANSOM (1906), SENNA (1889), SONSINO (1889-1891), STEIN (1882), STILES (1906), STOSSICH in R. BLANCHARD (1891 b), VISCONTI et SEGRÉ (1886).

tion dans l'eau alcoolisée glycérinée. Une autre avait 83 millimètres. Dans ces deux formes géantes, le cou était plus long que d'habitude et les ébauches génitales commençaient plus bas ; le reste de la structure était normal. D'autre part, j'ai observé des formes naines, mesurant 3 mill. 6 et 6 mill. 9, elles étaient, il est vrai, contractées ; mais un autre Cestode, mort en bonne extension, avait 7 mill. 37 depuis l'extrémité du rostre évaginé jusqu'au dernier anneau, vidé de ses œufs ainsi que les trois précédents ; l'animal était donc bien entier. Entre ces deux extrêmes, on observe toutes les tailles ; la longueur la plus fréquente est à peu près de 60 millimètres chez les Vers bien étendus, mais elle est sujette à de trop grandes variations pour que l'on puisse en faire un caractère spécifique.

II. — *Largeur totale* (exprimée en μ)

Hymenolepis nana

R. BLANCHARD : 500 à 700.
STILES : 500 à 900.
MERTENS : 700 à 900.
VISCONTI et SEGRÉ : 500.
MIURA et YAMAZAKI : 480 à 860,
soit 300 à 500 après rétraction.

Hymenolepis fraterna

R. BLANCHARD : 550 à 900.
DUJARDIN : 550 à 900.

Les chiffres donnés par les auteurs sont peu caractéristiques ; je ferai, en outre, les mêmes remarques que pour la longueur, à savoir qu'elle varie suivant l'extension ou la contraction de l'animal.

III. — *Nombre d'anneaux*

Hymenolepis nana

R. BLANCHARD : 162, adulte à partir de 110 à 125.
LEUCKART : 190 à 195, les 40 à 50 derniers renferment des œufs mûrs.
VISCONTI et SEGRÉ : 140 à 170.
STILES : 100 à 200.

Hymenolepis fraterna

Mes expériences personnelles donnent :

1^{er} échantillon : 96 anneaux.
 Vers 45^e : organes mâles
 50^e à 60^e : formation des organes
 femelles.
 2^e échantillon : 114 anneaux.
 50^e à 54^e : organes mâles.
 76^e : commencement des organes
 femelles.
 94^e : organes femelles bien dévelop-
 pés.
 102^e : formation des œufs.
 3^e échantillon : 102 anneaux.
 47^e à 50^e : organes mâles.
 60^e à 70^e : formation des organes
 femelles.
 72^e : organes femelles bien déve-
 loppés.

1^{er} échantillon : 90 à 94 anneaux.
 46^e : organes mâles.
 60^e : commencement de la segmen-
 tation utérine.
 2^e échantillon : 117 anneaux.
 30^e à 40^e : organes mâles.
 50^e à 60^e : organes femelles.
 70^e à 80^e : développement utérin.

Il ne semble pas que les auteurs aient attaché beaucoup d'importance à ce caractère, regardé par R. BLANCHARD comme variable d'un individu à l'autre. Vu la grande difficulté de compter les premiers anneaux et l'impossibilité de donner un point de repère fixe, j'estime que leur nombre n'a pas plus d'importance que la longueur et la largeur du Ver.

J'avais cherché si le développement des organes génitaux présentait quelque différence ; il se suit à peu près parallèlement chez les deux Vers ; peut-être les organes femelles d'*H. nana* apparaîtraient-ils un peu plus tardivement, mais cette distinction est trop difficile à observer pour être maintenue.

IV. — *Largeur de la tête et du cou* (exprimée en μ)

Hymenolepis nana

R. BLANCHARD : 215, 260, 290.
 LEUCKART : 330.
 STILES : 130 à 480.
 RANSOM : 130 à 250.
 SENSINO : 400.
 PERRONCITO et AIROLDI : 480.
 STEIN : 450.
 V. LINSTOW : 230 à 250.
 V. LINSTOW : cou plus grêle que la
 tête.

Hymenolepis fraterna

R. BLANCHARD : 320.
 DUJARDIN : 320.
 RANSOM : 130 à 250.
 V. LINSTOW : 320.
 V. LINSTOW : cou pas plus grêle que la
 tête.

Ici encore, les chiffres donnés par les auteurs présentent trop

d'écarts pour être pris en considération. En effet, la largeur de la tête diffère suivant que le rostre est invaginé à son intérieur ou qu'il est en extension. Il faudrait, comme je l'ai déjà dit, comparer les deux Cestodes vivants. Chez *H. fraterna* examiné vivant dans l'eau physiologique, en mesurant la largeur maxima de la tête et la largeur minima du cou sur 9 échantillons, j'ai obtenu le rapport moyen suivant :

$$\frac{\text{Largeur maxima de la tête : } 361,44}{\text{Largeur minima du cou : } 242,44}$$

Il n'y a pas de rétrécissement marqué du cou ; sa largeur ne varie guère depuis la base du scolex jusqu'aux premières traces de segmentation. La différence de diamètre d'un même scolex, suivant que le rostre se trouve à son intérieur ou non, est de 40 à 50 μ . Il y a, d'ailleurs, tous les intermédiaires entre l'évagination et l'invagination complète. En outre, vu l'extrême élasticité des tissus, le scolex n'est pas toujours en parfaite extension. Les échantillons examinés à frais ont généralement des dimensions plus considérables que ceux ayant subi l'action de divers réactifs.

V. — Taille des anneaux (exprimée en μ) *Premiers anneaux*

Hymenolepis nana

STILES : courts.

V. LINSTOW : 80/480.

R. BLANCHARD : 17/128 (25^e an.).
61/160 (50^e an.).

Hymenolepis fraterna

DUJARDIN : 150.

V. LINSTOW : 320.

Mes mensurations personnelles donnent :

Maximum : 138/20.

Minimum : 60/20.

Moyenne : 100/26,5.

Maximum : 230/20.

Minimum : 90/10.

Moyenne : 161,66/13,33.

Anneaux sexués

SONSINO : 700 (largeur maxima),

RAILLIET : 500 à 700.

R. BLANCHARD :

V. LINSTOW : 350/44.

205 bord antérieur } /42 (75^e an.).
 158 bord postérieur }
 350 bord antérieur } /58 (100^e an.).
 330 bord postérieur }
 350 bord antérieur } /63 (125^e an.).
 386 bord postérieur }

Mes mensurations donnent :

Maximum : 250/50.
 Minimum : 90/30.
 Moyenne : 168,58/42,81.

Maximum : 400/60.
 Minimum : 140/10.
 Moyenne : 213,37/42,50.

Anneaux mûrs

V. LINSTOW : 880.
 R. BLANCHARD :
 440 bord antérieur } /63 (150^e an.).
 482 bord postérieur }

Mes mensurations donnent :

Maximum : 320/85.
 Minimum : 190/40.
 Moyenne : 238,14/73,28.

Maximum : 300/70.
 Minimum : 246/100.
 Moyenne : 361,57/69,28.
 Dans un cas exceptionnel : 850/160.

Ici encore, pour les raisons exposées précédemment, les chiffres subissent des écarts trop grands pour avoir une valeur quelconque. Les moyennes d'*H. nana* paraissent plus faibles que celles de *fraterna*, mais le mode de fixation peut fort bien en être cause.

Je n'ai cité les différents caractères qui précèdent que pour être complet ; ainsi qu'on a pu le voir, ils ne possèdent aucune fixité et ne sauraient être adoptés comme base de différenciation entre les deux Vers. Les helminthologistes modernes sont d'accord pour baser la systématique des Cestodes sur des points moins variables de leur structure.

VI. — *Nombre de crochets*

Hymenolepis nana

MONIEZ : 24, jusqu'à 30.
 R. BLANCHARD : 24 à 28.
 LEUCKART : 22 à 24 ou 24 à 28.
 SONSINO : 24.
 GRASSI et CALANDRUCCIO : 24 à 28.
 V. LINSTOW : 24.

Hymenolepis fraterna

DUJARDIN : 20 à 24.
 KRABBE : 20 à 24.
 V. LINSTOW : 23 à 24.

Personnellement, je trouve :

22 à 27.

22 à 24.

R. BLANCHARD fait remarquer que les crochets, peu enfoncés dans le rostre, sont très caducs; il est possible que leur nombre en soit fixe. En tous cas, les chiffres ne varient pas suffisamment d'un Ver à l'autre pour que ce caractère soit à conserver.

VII. — Dimensions et forme des crochets (exprimées en μ)

Hymenolepis nana

MONIEZ : 15 à 18.

MERTENS : 15 à 18.

STILES : 14 à 18.

V. LINSTOW : 18,2.

Hymenolepis fraterna

DUJARDIN : 15 à 17.

KRABBE : 10 à 13.

R. BLANCHARD : 15 à 17.

V. LINSTOW : 16,2.

LEUCKART, SONSINO et R. BLANCHARD ont mesuré les diverses parties du crochet chez *H. nana*. Voici leurs résultats exprimés suivant la nomenclature adoptée au chapitre premier (voir page 31). La figure 3 indique la manière dont il faut les comprendre.

	LEUCK.	SONS.	R. BL.
Extrémité de la lame à celle du manche <i>bc</i>	18	14	15
Extrémité de la lame à celle de la garde <i>ac</i>	7	4	5
Extrémité de la garde à celle du manche <i>ab</i>	15	„	12

D'après RANSOM, la taille est égale chez les deux Vers.

Pour avoir des résultats comparables à ceux de ces diverses mesures, j'ai procédé ainsi que l'indique la figure ci-après (fig. 3). Les mesures de LEUCKART, SONSINO et R. BLANCHARD ont été prises en dessinant les crochets à la chambre claire, en traçant les lignes *ab*, *ac*, *bc*, et en les mesurant. *ab* et *cb* peuvent être considérés comme les cordes des arcs que formeraient les courbes représentées par les diverses pièces du crochet. Les chiffres obtenus sont donc un peu faibles, mais l'erreur étant la même pour les deux Vers ne présente aucun inconvénient. J'ai pro-

cédé ainsi vu la grande difficulté de mesurer une ligne courbe au microscope.

Cette méthode m'a donné comme résultats :

	<i>Hymenolepis nana</i>	<i>Hymenolepis fraterna</i>
Extrémité de la lame à celle du manche <i>cb</i> .		
Maximum . .	20	24
Minimum . .	16	18
Moyenne . .	18	21,33
Extrémité de la lame à celle de la garde <i>ca</i> .		
	5	5
Chiffre constant à quelques fractions de μ près.		
Extrémité de la garde à celle du manche <i>ab</i> .		
Maximum . .	16	20
Minimum . .	14	15
Moyenne . .	15	17,75

Les autres auteurs ne donnent qu'une dimension ; je suppose que c'est celle de la longueur moyenne ; elle a été prise en mesurant la ligne brisée, qui, partant du manche, suit aussi exactement que possible l'axe du crochet et aboutit au milieu de la droite AC. J'ai ainsi trouvé comme moyenne :

17,4.

16 à 17,5.

Ces dernières dimensions sont pratiquement identiques ; pour les autres, il semble bien que *fraterna* ait des crochets un peu plus allongés que *nana*, mais c'est là un résultat de moyennes qui ne peut être applicable à un cas particulier. En outre la mensuration des crochets est souvent difficile ; formant une couronne autour du rostre, ils sont naturellement vus sur plusieurs plans pour chaque Ver, deux ou trois au plus sont parfaitement horizontaux et entièrement dessinables sans modification de la mise au point. Ce sont ceux-là seuls qui doivent être choisis.

Les mensurations ci-dessus sont celles employées par les auteurs ayant étudié *Hymenolepis nana* et *fraterna*. Mais nous avons vu, au chapitre premier, que d'autres mesures ont été proposées par A. HENRY (voir page 30) : longueur totale de la ligne unissant l'extrémité de la lame à celle du manche et longueurs respectives de la lame et du manche obtenues en abaissant une perpendiculaire du sommet de la garde sur la droite

précédente. Cette façon de procéder, parfaite pour les crochets du type *Tænia serrata* est plus difficilement applicable ici. La longueur totale *bc* nous est déjà connue, quant à la perpendiculaire abaissée du sommet de la garde *a* sur *bc*, elle me paraît exagérer la longueur du manche au détriment de celle de la lame. Voici néanmoins les résultats obtenus :

	<i>H. nana</i>	<i>H. fraterna</i>
Longueur totale moyenne	18	21,33
Longueur de la lame	2,87	3,30
Longueur du manche	15,43	18,03

A. HENRY parle également des caractères tirés de la pulpe interne de ces organes. Elle est peu visible chez nos Cestodes ; on peut cependant la distinguer dans l'axe de la racine anté-

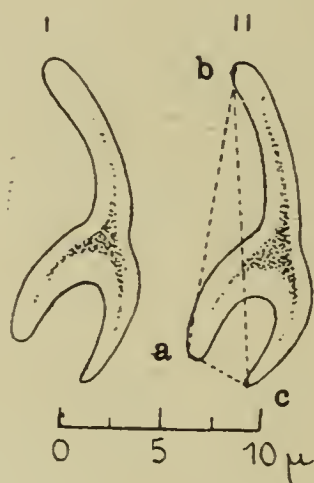


Fig 3. — Crochets du rostre :

- I. — *Hymenolepis fraterna*
 II. — *Hymenolepis nana*.

rieure sous forme d'un fin canalicule qui se dilate à la bifurcation et se prolonge légèrement dans la griffe et dans la racine postérieure. Elle a le même aspect chez les deux Vers.

La forme des crochets est également semblable, de l'aveu de tous les auteurs ; seul V. LINSTOW prétend que ceux de l'*H. fraterna* paraîtraient un peu plus courts. Je n'ai jamais constaté aucune différence entre les deux (fig. 3) à condition de les observer bien horizontalement.

*Hymenolepis nana**Hymenolepis fraterna**Anneaux non mûrs*

V. LINSTOW : jusqu'aux $2/5$ de la ligne médiane.

V. LINSTOW : jusqu'à la ligne médiane.

Anneaux mûrs

V. LINSTOW : à gauche.

V. LINSTOW : au milieu.

Ces variations ne résistent pas plus que les autres à la critique. Pour les anneaux non mûrs, il y aurait un dixième de la largeur totale de l'anneau marquant la différence, c'est pratiquement négligeable après ce que nous avons maintes fois répété du changement de volume du proglottis. Pour les anneaux mûrs, je n'ai vu aucune différence, je suis même arrivé, en prenant des moyennes, à trouver exactement le même chiffre pour les deux Cestodes. En supposant la largeur de l'anneau égale à 1.000, j'obtiens l'indice $\frac{1000}{482}$ pour l'*H. nana* et *fraterna*, ce qui signifie que l'extrémité du réceptacle atteint la ligne submédiane ou quelquefois médiane.

XII. — Rapport de la substance certicale à la longueur totale de l'anneau

*Hymenolepis nana**Hymenolepis fraterna*

V. LINSTOW : $1/7$.

V. LINSTOW : $1/30$.

D'après mes mensurations, faites sur des coupes, je trouve :
Moyenne de 8 échantillons : $1/6$. Moyenne de 7 échantillons : $1/7,5$

Il y a donc bien une très légère différence, mais elle me paraît loin d'être aussi marquée que le pense l'auteur allemand. En outre, c'est le résultat de moyennes qui ne sauraient s'appliquer à des cas particuliers.

Nous n'avons donc trouvé, dans la structure externe et interne des parasites, aucun caractère permettant d'établir une différence spécifique. Je n'ai étudié que ceux ayant prêté à discussion, mais tous les autres, tirés de la poche du cirre, de l'ovaire, du vitellogène, etc., concordent également. Voyons

maintenant ce qui se rapporte aux œufs. Cette question assez compliquée sera subdivisée en plusieurs rubriques.

XIII. — *Forme des œufs*

Hymenolepis nana

MONIEZ : arrondis.

V. LINSTOW : plus arrondis que chez *fraterna*.

R. BLANCHARD : arrondis ou ovalaires.

FOLEY : arrondis ou ovalaires.

Hymenolepis fraterna

MONIEZ : ovalaires.

R. BLANCHARD : elliptiques.

Ces variations dépendent probablement de la façon dont les œufs sont placés dans la préparation. Je trouve les deux formes dans les deux types.

XIV. — *Membranes des œufs*

Hymenolepis nana

V. LINSTOW : deux membranes autour de l'embryon.

GRASSI : deux membranes, entre les deux filaments élastiques.

SENNA : deux membranes.

R. BLANCHARD : trois membranes.

STILES : deux membranes.

FOLEY : deux membranes.

MORTENS : deux membranes.

RANSOM : deux membranes.

LOOSS : décrit deux membranes mais sa figure en montre trois.

Hymenolepis fraterna

V. LINSTOW : trois membranes.

D'une façon générale, les auteurs anciens ont dessiné des œufs d'*Hymenolepis* avec trois membranes, les modernes n'en montrent que deux. Cela est vrai, non seulement pour les espèces qui nous occupent, mais aussi pour tous les Cestodes de ce groupe. Certains même, tels KRABBE (1869), qui a étudié des Ténias d'Oiseaux rangés maintenant dans les *Hymenolepis* ou genres voisins, figure quelquefois deux membranes, le plus souvent trois.

Pour comprendre ces opinions contradictoires, rappelons

l'origine embryologique des membranes de l'œuf chez les Cestodes. Je ne retiens que les notions pouvant nous être utiles, renvoyant pour le reste aux travaux de E. VAN BENEDEN (1870-1881), LEUCKART (1886), MONIEZ (1881), ST. REMY (1900-1901), auxquels je vais d'ailleurs emprunter ce qui suit. Supposons donc l'ovule fécondé, segmenté jusqu'au stade morula et séparé de son vitellus par des processus divers. A ce moment, la coque externe est déjà représentée par la membrane vitelline apparue après la fécondation et, d'après MONIEZ, l'évolution diffère suivant le *Ténia* considéré. Dans les espèces dont *Moniezia expansa* (Rudolphi, 1810) est pris comme type, il se fait une première délamination d'une couche de cellules qui, peu après, subit la dégénérescence granuleuse et forme une membrane entourant l'embryon ; elle acquiert un plus grand développement à mesure qu'elle devient plus finement grenue. Ce phénomène est comparé à une cuticularisation. Après cette première délamination, et par un mécanisme que ne présentent pas les espèces du type *T. serrata*, se détache une deuxième couche de cellules qui subit également la dégénérescence granuleuse, mais qui donne des formations différentes : elle s'aplatit, puis en deux points opposés de la partie aplatie, on voit apparaître des proéminences : ce sont les futures cornes de l'appareil piriforme qui est fourni par cette seconde délamination.

ST. REMY, reprenant cette étude sur des *Anoplocephala* : *A. plicata* (Zeder, 1800) et *A. mamillana* (Melhis, 1831) constate également la formation d'une première enveloppe qu'il appelle externe ; elle renforce la coque de l'œuf et dégénère. Une deuxième enveloppe interne, donne, comme le dit MONIEZ, l'appareil piriforme. L'œuf mûr est donc composé d'une coque externe (membrane vitelline), contenant une substance albuminoïde bien délimitée qui ne s'applique pas exactement sur la surface interne de la coque ; elle est granuleuse et remplie de gouttelettes huileuses. Après un séjour de 24 heures dans l'eau physiologique, « la coque externe est devenue peu visible, il s'est différencié à la périphérie une large zone finement granuleuse simulant une grosse coque : la portion centrale est devenue plus transparente, sans fines gouttelettes de graisse, mais avec de nombreuses gouttes résultant de la fusion des petites ». Enfin, à l'intérieur de la substance albuminoïde, et, flottant

librement, se voit la coque interne différenciée en appareil piri-forme et contenant l'embryon.

Pour les espèces du type *Tænia serrata* Gœze, 1782, MONIEZ ne décrit qu'une délamination, mais VAN BENEDEN et ST. REMY constatent la formation de deux enveloppes interne et externe, comme dans le cas précédent, dérivées de cellules spéciales ; l'embryon est tout à fait excentrique, l'enveloppe interne s'épaissit ; il se forme à sa périphérie des corpuscules réfringents qui, finalement, donnent une lame, tandis que le reste de sa substance sera la couche de bâtonnets. L'enveloppe externe se désagrège à l'intérieur de la coque externe qui, elle-même, se rompt, laissant en liberté l'embryon entouré de sa coque interne.

MONIEZ a suivi également le développement de l'œuf chez *Dipylidium caninum* (Linné, 1767). Il n'y a vu qu'une seule délamination, dont les éléments subissent la dégénérescence granuleuse, l'embryon s'entoure d'une membrane chitineuse.

Dans le groupe des *Hymenolepis*, ce même auteur a étudié plus ou moins complètement *H. anatina* (Krabbe, 1869), *H. serpentulus* (Schranck, 1798), *H. bacillaris* (Gœze, 1782) et *Tænia barroisi*. Cette dernière espèce, incomplètement décrite par lui, doit probablement se confondre avec la précédente, *H. bacillaris*, d'après R. BLANCHARD (1891 b).

H. anatina présente une seule délamination ; la couche rejetée est frappée de dégénérescence granuleuse, bordée en dedans par une limitante très nette, qui devient chitineuse ensuite : c'est la coque interne. *H. serpentulus* montre des phénomènes semblables ; quant à *H. bacillaris*, sa partie délaminée devient vitreuse sur ses bords, l'embryon sécrète une couche chitineuse ; il existe aussi un gros disque formé aux dépens de la couche délaminée et des appendices solides aux extrémités. *Tænia barroisi* rejetterait deux couches, dont la seconde serait épaissie aux pôles et chitineuse sur le reste de sa périphérie ; j'aurai à critiquer ces interprétations.

Ces descriptions, surtout les dernières, sont parfois obscures et contradictoires. Essayons, pour fixer les idées, de les condenser en un type schématique. L'embryon, au stade morula est donc entouré de sa membrane vitelline, future coque externe. Une première délamination a lieu, suivant MONIEZ, qui forme

une membrane de sort variable, devenant la coque interne dans la plupart des cas, subissant la dégénérescence granuleuse dans les types *Moniezia*. D'après VAN BENEDEN et ST. REMY, cette première enveloppe, dite externe, se forme non par délamination, mais aux dépens de cellules spéciales et subit dans tous les cas la dégénérescence granuleuse ou grasseuse ; elle est bordée à sa périphérie par une membrane limitante qui s'accole plus ou moins (nous en verrons tout à l'heure les conséquences) à la coque externe, et disparaît probablement dans un certain nombre d'espèces. Une seconde enveloppe se forme ensuite, également aux dépens de cellules spéciales, d'après VAN BENEDEN et ST. REMY ; c'est elle qui donne la coque interne avec ses différenciations diverses : bâtonnets, appareil piriforme, couche ciliée. D'après MONIEZ, cette seconde enveloppe formée par délamination ne se voit que dans le groupe *Moniezia*, où elle donne l'appareil piriforme. La coque interne serait, dans quelques autres cas, fournie par une différenciation chitineuse du bord interne de la couche granuleuse. Enfin l'embryon se secrète une membrane propre. J'ai laissé de côté la question des amas vitellins qui ne nous intéresse pas.

En somme, en nous ralliant à l'opinion de ST. REMY dont les travaux sont les plus récents et paraissent les mieux documentés, il y a unité du type dans l'évolution des œufs de Cestodes étudiés (*Moniezia* et *T. serrata*), au moins pour la partie qui nous occupe. On peut donc schématiser ainsi la constitution d'un œuf mûr :

- 1° Coque externe, ancienne membrane vitelline ;
- 2° Zone granulo-grasseuse, provenant de la première enveloppe, bordée par une limitante se confondant plus ou moins avec la coque externe ;
- 3° Coque interne, provenant de la deuxième enveloppe, évoluant de diverses façons : bâtonnets, appareil piriforme, couche ciliée ;
- 4° Embryon hexacanthé, entouré d'une membrane propre.

Rappelons que dans le type *T. serrata*, la coque externe et la zone granulo-grasseuse disparaissent à maturité.

La structure de l'œuf d'*Hymenolepis* est singulièrement éclairée par ces données : il possède tous les éléments que nous venons d'indiquer. La zone granulo-grasseuse, foncée et remplie de

granulations à sa périphérie devient transparente et hyaline aux environs de la coque interne.

Cette dernière s'est différenciée en émettant à chaque pôle deux mamelons munis de filaments, qui peuvent être assimilés à l'appareil piriforme des *Anoplocephalidae*, pourvu de semblables appendices. D'après MERTENS (1892), il y en aurait huit partant de chaque pôle comme les rayons d'une roue s'écartent de son moyeu ; ils parcourent un trajet plus ou moins sinueux, ne se bifurquent jamais et s'entrelacent à la périphérie de la zone granulo-graisseuse en formant un réseau à mailles irrégulières ; parfois ils suivent la limite entre les parties foncées et transparentes de cette zone.

On admet généralement que ces filaments, aussi bien chez *Hymenolepis* que chez les *Anoplocephalidae*, ont un rôle de fixation. De nombreux organismes aquatiques : œufs de certains Sélaciens, statoblastes de Bryozoaires et beaucoup d'autres, possèdent également des appareils d'accrochage ayant pour but de les fixer au lieu où s'accomplira leur évolution.

D'où vient donc que certains auteurs décrivent deux membranes et d'autres trois à l'œuf d'*Hymenolepis* ? Tout simplement de ce que les premiers ont examiné des préparations fraîches de matières fécales, tandis que les autres ont eu sous les yeux des matériaux conservés ou obtenus par dilacération d'anneaux mûrs. La zone granulo-graisseuse, avons-nous vu, est bordée à sa périphérie par une membrane limitante qui se confond avec la coque externe, mais seulement à l'état frais. On ne voit donc à ce moment que les coques externe et interne, soit deux enveloppes. Au bout de quelques heures ou sous l'influence des réactifs qui servent à monter la préparation, cette zone se rétracte, entraînant avec elle sa membrane limitante. Le décollement se produit d'abord aux deux pôles, on observe alors des intervalles comparables à la chambre à air d'un œuf de Poule, des deux côtés bien entendu. Puis le phénomène s'accroît sur le reste de la périphérie et la rétraction commence. Mais, comme la limitante n'a pas la consistance d'un organe chitineux, elle se replie irrégulièrement et se froisse plus ou moins autour de l'embryon, entraînant avec elle le réseau des filaments et les granulations périphériques, qui deviennent difficiles à distinguer dans leurs détails. C'est là ce

que les auteurs ont décrit sous le nom de membrane moyenne. En même temps, l'embryon se rétrécit parfois et un espace assez considérable le sépare de sa coupe interne.

Les figures 4 et 5 montrent ces divers aspects, d'après des spécimens d'*H. fraterna*. Les œufs obtenus en dilacérant des anneaux mûrs ont des coques encore peu solides et perméables ; aussi la membrane moyenne apparaît-elle de suite, même si la préparation est faite dans l'eau physiologique. Par contre, à



Fig. 4. — OEuf d'*H. fraterna* obtenu par dilacération d'anneau mûr. La pseudo-membrane moyenne s'est formée presque immédiatement, mais la minceur de la coque externe permet d'apercevoir par transparence les détails des filaments.

cause de leur minceur, ils permettent de préciser les détails des filaments ainsi que des tubercules. C'est ce que fait voir la figure 4.

Les œufs des matières fécales ont leur coque plus solide et plus épaisse. On les voit distinctement à deux membranes pendant un temps parfois très long : dans un cas, après un séjour de quatorze heures dans le chlorallactophénol de LANGERON, on n'apercevait pas encore la membrane moyenne : il s'agissait d'un œuf de *H. nana* trouvé dans les selles d'un enfant. Par contre, à cause de l'opacité, les filaments apparaissent moins bien. La figure 5 représente le même œuf, vu immédiatement après qu'il

a été monté en préparation et dessiné à nouveau au bout de trois quarts d'heure. Il faudrait donc pour avoir une idée exacte de l'œuf, reconstituer un dessin avec les détails de la figure 4 et les membranes de la figure 3 A : j'avais d'abord songé à le faire, mais après réflexion, j'ai préféré représenter les choses telles que je les voyais.

J'ai pu observer ces faits, non seulement sur l'*Hymenolepis* des Rats, mais également sur *Hymenolepis diminuta* : chez cette dernière espèce la membrane moyenne se produit parfois assez lentement. J'ai pu provoquer sa formation chez *Dipylidium caninum* (Linné, 1767), chez *Moniezia expansa* (Rudolphi, 1810) du Bœuf et *Anoplocephala perfoliata* (Gœze, 1782) du Cheval.



Fig. 5. — a) Œuf d'*H. fraterna*, dessiné immédiatement après sa récolte.
b) Le même œuf au bout de quarante-cinq minutes; la pseudo-membrane moyenne est formée.

Dans tous ces cas, les œufs frais examinés immédiatement après la mort de l'hôte ne montraient que deux enveloppes ; conservés dans le lactophénol de Amann et revus le lendemain, ils présentaient la troisième enveloppe.

Enfin, j'ai vu une préparation appartenant aux collections du professeur R. BLANCHARD et provenant de MONIEZ. Elle porte la mention « Taupe — *Tænia Barroisi* — œufs mûrs ». C'est probablement une de celles qui ont servi à MONIEZ pour son travail. Les œufs présentent le type général de ceux des *Hymeno-*

lepis ; naturellement la zone granuleuse est rétractée, quant à la coque interne, elle ne répond aucunement à la description de l'auteur rapportée ci-dessus. Elle est, comme toutes les coques internes, entièrement chitineuse ; tantôt régulièrement ovalaire de $48\ \mu$ sur $30\ \mu$, tantôt plus allongée et fusiforme, de $50\ \mu$ sur $26\ \mu$ 25. Dans ce dernier cas, il existe des amas granuleux aux pôles, entre la coque et l'embryon rétracté, que MONIEZ a pris pour des parties intégrantes de la coque ; elles en sont cependant nettement séparées.

La conclusion pratique de cette discussion est que les œufs de Cestodes ne doivent pas être décrits ou figurés d'après des préparations conservées, l'action des réactifs amenant la plupart du temps de notables changements dans leur structure. Cette remarque pourrait d'ailleurs être étendue aux œufs de beaucoup d'Helminthes qui, en vieillissant dans les collections finissent par devenir méconnaissables pour des personnes ayant l'habitude de les voir journellement dans les selles fraîches de malades ou d'animaux.

XV. — *Filaments et tubercules des œufs*

J'ai été entraîné à parler par anticipation des filaments et des tubercules. Pour les premiers, aucune différence n'existe entre les deux Cestodes. Leur nombre exact est difficile à compter. MERTENS dit en avoir vu huit à chaque pôle, je n'en ai jamais trouvé autant ; je n'ai pas vu non plus très distinctement le réseau périphérique dont parle cet auteur, les filaments paraissent plutôt se terminer individuellement. Les renflements terminaux décrits par FOLEY (1911), m'ont également échappé. Sur des préparations très transparentes d'*H. nana* de l'Homme, j'ai vu parfois un filament buter contre la coque externe et repartir dans une autre direction. Vu son peu de rigidité, au lieu de former des angles d'incidence et de réflexion bien nets, et de ne toucher qu'en un point la surface faisant obstacle, il s'y accolait plus ou moins longuement. Peut-être ce fusionnement peut-il en imposer pour un renflement.

Quant aux tubercules, on a cru devoir établir les distinctions suivantes :

Hymenolepis nana

MONIEZ : pas de tubercules.

R. BLANCHARD : peu apparents.

FOLEY : des tubercules.

RANSOM : souvent peu apparents.

Hymenolepis fraterna

MONIEZ : des tubercules.

B. BLANCHARD : bien apparents.

RANSOM note leur absence fréquente. GRASSI et ROVELLI les voient surtout dans les œufs des matières fécales. Ils sont, disent ils, plus ou moins indiqués dans les deux variétés. Il s'agit vraisemblablement de deux proéminences creuses remplies du liquide qui entoure l'embryon ; il s'ensuit qu'elles peuvent augmenter ou diminuer suivant que la pression est plus ou moins forte.

Comme tous les auteurs précédents, je ne les trouve pas d'une façon constante, ils sont parfois mal indiqués ; dans de nombreux cas où ils semblaient absents, il suffisait d'imprimer un très léger mouvement à la lamelle pour les faire apparaître et je pense que le fait de passer inaperçus tient à ce qu'ils sont placés obliquement. Dans les œufs bien étalés horizontalement, on les voit toujours. J'ai dit aussi plus haut que dans les matières fécales les coques deviennent épaisses et opaques, tandis que le produit de dilacération des anneaux mûrs les montre d'une façon constante. Ils appartiennent comme le disent GRASSI et ROVELLI à la coque interne, mais je ne crois pas qu'il s'agisse de proéminences occasionnées par la pression du liquide. Il faudrait admettre qu'il y ait aux deux pôles un lieu de moindre résistance faisant hernie lorsque augmenterait cette pression, et rentrant dans l'ordre lorsqu'elle diminuerait. Or les mamelons persistent quand l'embryon est rétracté par suite de causes diverses d'altérations ; cependant la pression doit être diminuée à ce moment, puisque, par suite du volume réduit de l'hexacanthé, un grand espace libre existe entre sa coque interne et lui. La figure 6 représente un *H. fraterna* fixé au moment de son éclosion. Il est à moitié sorti et par conséquent, la pression a dû beaucoup diminuer, cependant les mamelons se voient encore parfaitement. Si l'existence de ces petits organes était due à des changements de pression, on devrait pouvoir les faire varier par des modifications osmotiques ; or les œufs laissés à l'étuve à 37° dans l'eau distillée d'une part et dans une solution concentrée de chlorure de

sodium à 33 pour 100 d'autre part, montrent les uns et les autres leurs tubercules intacts au bout de douze heures.

En somme, l'existence de ces mamelons fait partie intégrante de la coque interne ; comme je l'ai dit plus haut, leur signification est celle de l'appareil piriforme des *Anoplocephalidae* et ils existent en principe dans tous les œufs. Ils sont parfois difficiles à voir, soit à cause de l'opacité de la coque externe, soit plutôt parce que l'œuf est disposé obliquement dans la prépa-



Fig. 6. — Embryon hexacanthé d'*H. fraterna* fixé pendant son éclosion. Remarquer la persistance des tubercules de la coque interne et l'élasticité de l'embryon qui lui permet de s'étirer pour s'échapper de l'enveloppe.

ration. Dans ce dernier cas on peut souvent arriver à les apercevoir en modifiant la mise au point ou en déplaçant très doucement la lamelle de façon à les faire rouler.

Peut-on trouver une différence entre la taille des mamelons chez les deux Vers ? Avec les restrictions qui viennent d'être faites, on comprendra que ce caractère n'a qu'une valeur secondaire ; cependant, après un grand nombre d'examen d'œufs convenablement orientés, j'ai remarqué que les mamelons étaient généralement mieux marqués chez *H. fraterna* que chez *H. nana*. Il s'agit naturellement d'une impression d'ensemble, ne pouvant être appliquée à des cas particuliers.

J'ai essayé par divers procédés d'obtenir d'autres renseignements sur la structure des œufs. Les éclairages obliques et sur fond noir ne fournissent aucun détail particulier. En lumière

polarisée, suivant la technique de LANGERON (1916, p. 603) les coques externes présentent une biréfringence très faible ; les coques internes et autres parties de l'œuf ne s'illuminent pas entre les nicols croisés.

XVI. — Dimensions des œufs (exprimées en μ)

Hymenolepis nana

MONIEZ : 18.

R. BLANCHARD :

c. externe : 30 à 37, quelquefois 50 à 55.

c. interne : 16 à 19.

BILHARZ : 26.

LEUCKART : 40 à 58.

FOLEY : elliptiques.

c. externe : 44 à 52/36,5 à 44.

c. interne : 28,5 à 36,5/24,5 à 31.

SPHÉRIQUES :

c. externe : 38 à 45.

c. interne : 27 à 36.

MIURA et YAMAZAKI :

c. externe :

dimensions maxima : 56,7/53,2.

— minima : 41,3/53,1.

— moyennes : 50,7/42,9.

c. interne :

dimensions maxima : 32,4/29,7.

— minima : 27 /24,3.

— moyennes : 30,1/25,9.

RANSOM donne, probablement pour les deux Cestodes :

c. externe : 36/32 à 56/42.

c. interne : 18/20 à 24/32.

Un grand nombre d'autres mensurations ont été données, je ne les rapporte pas ici, car elles diffèrent peu des précédentes.

Mes mensurations personnelles donnent :

Hymenolepis nana

c. externe : 48 à 52/36 à 45.

c. interne : de l'extrémité d'un tubercule à l'autre : 27 à 36/24 à 27.

Hymenolepis fraterna

c. externe : 50 à 52/37 à 41.

c. interne : de l'extrémité d'un tubercule à l'autre : 33/22 à 25.

Ces mesures ont été prises sur un grand nombre d'œufs observés dans des matières fécales fraîches, montés dans l'eau physiologique, en ne tenant compte que de ceux disposés bien à plat avec tubercules visibles.

XVII. — *Taille des crochets de l'embryon*
(exprimée en μ)

Hymenolepis nana

MONIEZ : difficiles à voir.

R. BLANCHARD : 10 à 12.

PERRONCITO : 12 à 14.

MIURA et YAMAZAKI :

maximum : 13,5 ; minimum : 10,8 ;

moyenne : 12,9.

Hymenolepis fraterna

MONIEZ : 1 μ de plus que chez *nana*.

DUJARDIN : 15 à 16.

RANSOM, probablement pour les deux espèces, se rallie aux mensurations de R. BLANCHARD.

Mes mensurations personnelles donnent :

Hymenolepis nana

Moyenne de 22 crochets : 13, 15.

Hymenolepis fraterna

Moyenne de 17 crochets : 12, 14.

Je n'ai mesuré que ceux qui étaient parfaitement horizontaux, après éclaircissement dans le lactophénol de Amann.

Cette discussion sur la morphologie des deux Cestodes nous amène aux conclusions suivantes :

I. — La longueur et la largeur totales, la largeur de la tête et du cou présentent des variations trop considérables pour être utilisées.

II. — La structure des organes génitaux est la même.

III. — Les tubercules de la coque interne de l'œuf sont généralement mieux marqués chez le Ténia du Rat.

IV. — La taille des anneaux, le diamètre des ventouses sont un peu plus grands chez le Ténia du Rat.

V. — La forme et le nombre des crochets du rostre sont identiques, la taille est un peu supérieure chez le Cestode du Rat.

La différence de taille entre les anneaux des deux Vers

peut se concevoir par ce fait que le Cestode de l'Homme meurt généralement contracté au lieu que celui du Rat peut être obtenu en extension; celle entre les tubercules de la coque des œufs est difficile à constater. Quant aux caractères distinctifs tirés des ventouses et surtout des crochets, je crois pouvoir les considérer comme ayant une valeur réelle quoique faible. On ne peut les mettre sur le compte d'une variété adaptée à un hôte. Nous savons, en effet, que le même parasite intestinal vivant chez plusieurs hôtes de taille différente s'adapte souvent à leur tube digestif et modifie ses dimensions en conséquence : ainsi *Dipylidium caninum* L. est plus grand chez le Chien que chez le Chat. Ici, nous voyons le contraire : l'espèce murine a tendance à avoir des organes plus volumineux que l'espèce humaine.

Toutefois je répète que ces différences correspondent à des types idéaux, obtenus en synthétisant les caractères d'un grand nombre d'individus ; elles ne sauraient s'appliquer à un animal isolé, et, par suite ne peuvent être utilisées pour le diagnostic ; tout au plus fourniraient-elles des probabilités au cas où l'on disposerait d'un matériel abondant.

A défaut d'importance systématique, ces variations montrent que les deux Vers en question doivent appartenir à deux espèces distinctes. Il est cependant difficile de l'affirmer catégoriquement par le simple examen morphologique et nous devons, pour pousser plus loin nos investigations, étudier la biologie de nos *Hymenolepis* par la méthode expérimentale.

ARTICLE III

Etude des deux Cestodes par la méthode expérimentale

Si le Cestode de l'Homme est le même que celui du Rat, on doit pouvoir le communiquer de l'un à l'autre de ces deux hôtes ; dans le cas contraire, il s'agira de parasites distincts. Telle est la question que va trancher la méthode expérimentale.

Avant de tenter cette expérience, il est nécessaire de connaître le cycle évolutif de nos Vers.

I. — *Etude du cycle évolutif*

A. *Historique.* — Pendant longtemps, on a pensé que l'*H. nana* se développait comme les Cestodes du même groupe, c'est-à-dire qu'il évoluait chez un Arthropode en y prenant la forme cysticercoïde. LEUCKART supposait même que ce pouvait être chez un Mollusque Gastéropode. STEIN (1852) décrivit chez le Ver de farine, larve de *Tenebrio molitor* Fab., un cysticercoïde ressemblant à *H. nana* et la correspondance de ces deux formes fut admise; mais Grassi essayant d'infester cet hôte, échoua constamment malgré de très nombreux essais. En outre, MONIEZ fit remarquer (1888) que certains caractères, notamment le nombre et la taille des crochets ne concordaient pas et il émit l'hypothèse que le cystique du Ver de farine devait être plutôt, comme l'avait déjà pensé VILLOT, la forme larvaire d'*Hymenolepis microstoma* (Dujardin, 1845). Depuis cette époque on admet que le parasite de STEIN : *Cercocystis tenebrionis* Villot, 1882 : *Scolex decipiens* correspond à *H. microstoma*, rencontré chez *Mus musculus*, *E. norvegicus* et *E. rattus*. Ce parasite doit être rare dans la région parisienne, au moins chez le Rat; je ne l'y ai jamais trouvé. D'autre part je n'ai jamais vu non plus *Cercocystis tenebrionis* chez le Ver de farine acheté sur les quais de Paris. Le Professeur BRUMPT, qui a disséqué un certain nombre de ces Insectes les a également toujours trouvés indemnes. Cette double absence cadre avec les idées de VILLOT, mais la preuve expérimentale reste à faire.

La découverte du cycle évolutif de notre Cestode est due à GRASSI et à ses collaborateurs. A la suite de longues et minutieuses observations, les auteurs italiens ont émis l'hypothèse que le même hôte était à la fois intermédiaire et définitif : ils l'ont prouvé expérimentalement. Voici le résumé de leurs expériences : Des Rats indemnes de parasites avalent des œufs mûrs d'*Hymenolepis*. 25 à 50 heures après, on trouve dans l'intestin des Rongeurs les embryons hexacanthés en liberté, enfouis dans la muqueuse à la base des villosités et notablement augmentés de volume. La queue commence à apparaître de la 40^e à la 70^e heure, puis le rostre et les ventouses se forment. Au bout de 3 à 4 jours, le cysticercoïde est complètement développé. Il suffit alors au scolex de pénétrer dans la

lumière de l'intestin par rupture de la villosité et le cou commence à grandir. Le ver arrive à maturité en l'espace de 15 à 30 jours. Je n'insiste pas sur l'embryologie de ce développement que nous avons déjà étudié.

L'expérience a donc consisté à infester des Rats avec des œufs d'*Hymenolepis fraterna*. D'autre part, CALANDRUCCIO (1906) étudiant le rôle joué par la Mouche domestique dans la propagation du parasite humain procède ainsi : des matières fécales d'un sujet parasité sont mêlées à du sucre et absorbées par des mouches. Les œufs traversent le tube digestif de l'Insecte sans être altérés. Un enfant, indemne jusque-là d'*Hymenolepis*, avale les déjections des mouches précédentes et est nourri ensuite avec des aliment bouillis. Cette ingestion a eu lieu du 21 au 27 août ; à partir du 16 septembre on trouve des œufs d'*H. nana* dans les selles du sujet.

En même temps que le rôle de dissémination joué par la Mouche, cette expérience prouve que le Cestode de l'Homme a aussi un développement direct, puisque les œufs non altérés se trouvaient dans les déjections de l'Insecte et que c'est sous cette forme que l'enfant a été infesté.

Faisons remarquer que d'après les expériences de W. NICOLL et E. HART (*in* Thèse COUDRAY 1913, p. 72-76), déjà mentionnées à propos d'*H. diminuta*, les œufs d'Helminthes n'excédant pas 45 μ passent seuls dans la trompe de la Mouche domestique. Les auteurs citent ceux d'*H. nana* parmi ces derniers, en leur attribuant 40/40 μ . Or nous avons vu que les dimensions données pour la coque externe tout en étant variables, dépassent souvent 40 μ . La moyenne de mes mensurations donne 48 à 52 μ / 36 à 43 μ . Ils sont donc à la limite de ce que peut absorber la Mouche domestique, en admettant, comme c'est probable, que la force de l'aspiration les fait placer de telle sorte que leur grand axe soit parallèle à celui de la trompe. En outre, les gros œufs ne passent vraisemblablement pas.

J'ai répété la première partie de l'expérience de CALANDRUCCIO, en me servant des œufs d'*H. fraterna* dont les dimensions sont analogues à celles d'*H. nana*. Un certain nombre de *Musca domestica* L., écloses en captivité, ont été mises en contact avec ces œufs, mêlés à du sirop de sucre. Douze heures après, on les voyait en grand nombre dans l'intestin des Insectes. Quel-

ques embryons, libérés de leurs enveloppes paraissaient morts, mais la grande majorité étaient encore contenus dans leurs coques, non déformées ni abîmées. En chauffant doucement les préparations, on observait les mouvements habituels des hexacantes. Ils auraient par conséquent pu évoluer après avoir été évacués avec le liquide fécal. Cette expérience confirme donc celle de CALANDRUCCIO. Notons cependant que, récemment, WENYON et CONNOR (1917), ayant disséqué à Alexandrie un grand nombre de Mouches appartenant à diverses espèces, ont trouvé des œufs de plusieurs Helminthes dans leur intestin, notamment ceux de *Tænia saginata*, mais ne parlent pas d'*H. nana*, fréquent pourtant en Egypte où il a été découvert.

En somme le parasite a dans les deux hôtes un développement direct : complètement suivi chez le Rat et très suffisamment prouvé chez l'Homme. Cependant quelques auteurs ont cru trouver le cysticercoïde d'*H. nana* chez des hôtes intermédiaires. A. DAMPF (1910) chez *Mesopsylla eucta* n. sp., Puce de la Gerboise *Alactaga jaculus* A. M. Edw. a vu un cysticercoïde qui, examiné par LÜHE, correspondrait assez bien à celui d'*H. nana* ; l'auteur n'est d'ailleurs pas affirmatif.

W. NICOLL et MINCHIN (1910) trouvent chez *Ceratophyllus fasciatus* (Bosc) des cysticercoïdes inermes et armés. Les premiers sont rapportés à *Hymenolepis diminuta*, les seconds à *H. nana*.

JOHNSTON (1912), en Australie, chez *C. fasciatus* (Bosc) et *Xenopsylla cheopis* (Roths.) trouve également les deux parasites et donne la même diagnose.

RANSOM, dans son mémoire (1906), antérieur à ces découvertes, s'était déjà demandé si le Cestode ne pouvait se reproduire par deux cycles : avec un seul hôte et avec deux hôtes ; il croyait toutefois que celui décrit par GRASSI était le plus habituel.

B. *Expériences personnelles.*— J'ai essayé de faire développer le cysticercoïde d'*H. fraterna* chez les hôtes intermédiaires incriminés par les auteurs précédents et dans les villosités intestinales de l'hôte définitif.

Hôtes intermédiaires. — Je me suis servi des larves de *Tenebrio molitor* et des Puces de Rat ainsi que de *Pulex irritans* de l'Homme. Pour les Vers de Farine, dix ont été disséqués de 17 à 23 jours après leur mise en expérience ; aucun n'était parasité. Ils avaient cependant absorbé le repas infestant, ainsi qu'en témoignait la coloration de leur tube digestif, due au noir animal mélangé avec les œufs de Cestode. Ce résultat confirme ceux de GRASSI et de MONIEZ.

Pour les Puces, je les ai employées à l'état larvaire et adulte :

Le tableau suivant résume les recherches faites avec les larves :

Epoque de l'expérience	Origine de l'élevage	Espèce	Nombre d'animaux disséqués	Nombre de jours écoulés depuis l'absorption des œufs
février	Paris	<i>C. fasciatus</i>	2	17
février	Paris	<i>C. fasciatus</i>	11	7 à 14
février	Paris	<i>C. fasciatus</i>	6	7
mars	Paris	<i>C. fasciatus</i>	38	8 à 33
mai	Alger	<i>C. fasciatus</i>	12	16 à 57
mai	Alger	<i>X. cheopis</i>	28	32 à 70
septembre	Alençon	<i>P. irritans</i>	14	9 à 30
Total. . .			111	

Tous ces essais, faits avec des animaux de provenances diverses, ont été négatifs. Une seule fois, dans la deuxième expérience, j'ai vu, au 10^e jour après le repas, dans le tube digestif d'une larve, un embryon sorti de ses enveloppes probablement par ses propres moyens ; ses crochets en complète extension indiquaient qu'il avait vécu et même commencé à évoluer, sa taille étant un peu augmentée soit 45/30 μ . Il était mort au moment de l'examen. C'est évidemment ce que DAVAINÉ a appelé un « parasite égaré » ; ce cas isolé ne modifie en rien les conclusions négatives précédentes.

Quant aux Puces adultes, il est *a priori* impossible de les infester pour les raisons que j'ai développées au chapitre III, à propos de *Dipylidium caninum*. Les Puces du Rat ont une trompe sensiblement égale comme calibre à celle de *Ct. canis* et je n'ai pas cru devoir faire à nouveau des coupes transversales de cet organe. Je me suis contenté d'essayer l'infestation comme pour les autres Vers, en faisant piquer des Rats et

un Cobaye dont la peau était barbouillée d'œufs d'*H. fraterna*.

J'ai ainsi disséqué :

10 *C. fasciatus* 13 jours après le premier repas infestant.

4 *X. cheopis* 13 » »

8 *P. irritans* 2 à 15 » »

Entre le premier repas et la dissection, les animaux étaient mis quotidiennement sur l'animal enduit d'œufs.

Ainsi qu'on pouvait s'y attendre, je n'ai jamais trouvé de parasites, ni dans le tube digestif, ni dans la cavité générale.

D'autre part, ainsi qu'il a été dit plus haut (p. 92) 464 Pucés de Rat, appartenant aux espèces *C. fasciatus*, *X. cheopis* et *L. musculi* ont été examinées par moi à Salonique. Jamais elles n'ont montré le cysticercoïde d'*H. fraterna*. C'est, il est vrai, un argument d'assez faible valeur, puisque je n'y ai pas vu davantage celui d'*H. diminuta* qui cependant évolue bien chez elles. On peut toujours objecter que le parasite, enfoui dans les tissus de son hôte, est passé inaperçu. Remarquons toutefois que le scolex armé d'*H. nana* est plus facilement reconnaissable que celui d'*H. diminuta*.

Je me demande, dans ces conditions, à quoi peuvent correspondre les parasites trouvés chez *C. fasciatus* et *X. cheopis* par NICOLL, MINCHIN et JOHNSTON. Ne serait-ce pas à *H. microstoma* seul Cestode du Rat voisin d'*H. fraterna* ? Nous venons de voir que cette erreur avait déjà été commise à propos de *Cysticercus tenebrionis*. Naturellement je formule cette hypothèse sous toutes réserves.

Cysticercoïde chez l'hôte définitif. — Il m'a suffi de répéter les expériences de GRASSI et ROVELLI qui ont été pleinement confirmées. Je n'ai pas suivi aussi complètement que ces auteurs l'évolution déjà connue du cystique et me suis contenté d'en repérer les principaux points. Vers la centième heure après l'infestation, le cysticercoïde est complètement développé dans la villosité intestinale. C'est ce que montre la figure 2 de la planche VII, photographie d'une coupe d'intestin de Rat parasité. Le cystique se trouve en place au sein des tissus; on dis-

tingue une partie du scolex et la couronne de crochets presque complète.

Naturellement, on peut trouver plusieurs cysticercoïdes chez le même animal. Au 6^e-8^e jour, on voit la tête, le cou et les premiers anneaux dans la lumière du tube digestif : les organes génitaux apparaissent à ce moment et vers le 11^e jour, l'utérus commence à envahir l'anneau ; vers le 14^e-20^e, le Ver est formé et émet des œufs. L'expérience peut se faire à n'importe quelle époque de l'année, même en plein hiver. A condition de donner à absorber des œufs bien mûrs, on réussit presque infailliblement en se servant d'animaux récemment sevrés. La seule difficulté, d'ailleurs considérable, consiste à partir de sujets indemnes et provient précisément de cette extrême facilité de contagion entre Rongeurs. Le Rat parasité sème les œufs de son Ténia avec ses déjections et l'on conçoit combien il est peu commode d'éviter la contamination, surtout s'il s'agit d'animaux de laboratoire, élevés à l'étroit. Actuellement tous les élevages des marchands parisiens hébergent des *Hymenolepis* et l'on ne peut avoir d'animaux indemnes que par des sevrages prématurés qui entraînent une forte mortalité et par des isolements successifs. J'ai déjà dit, au chapitre II, qu'une véritable technique bactériologique était nécessaire pour ces manipulations.

Comme nous venons de le voir, les œufs du Cestode doivent être bien mûrs si l'on utilise les derniers anneaux comme matériel infestant. Il est préférable de se servir de ceux qui se trouvent disséminés dans les selles et qui sont toujours prêts à évoluer. Dans les cas de parasitisme intense ils abondent et la moindre parcelle de matières fécales en renferme, mais lorsque l'infestation est légère on les trouve beaucoup plus rarement et il faudrait pour être sûr d'en donner, faire absorber au Rat d'énormes quantités de selles qui risqueraient de l'intoxiquer. J'ai cherché à y remédier par la centrifugation, d'après la méthode de TELEMAN-LANGERON, mais en la modifiant de façon à ne pas tuer les embryons. La technique en a été exposée au chapitre II. Les œufs ainsi traités ont évolué normalement, montrant au 9^e jour des *Hymenolepis* jeunes avec organes génitaux en formation ; donc la centrifugation n'empêche pas les œufs d'évoluer. On sait (p. 48) que le fait est démontré pour

les œufs (au sens embryologique du mot) d'autres animaux, c'est donc également vrai pour des embryons hexacanthés. Cette notion nous sera précieuse lorsqu'il s'agira d'expérimenter avec les *Hymenolepis* de l'Homme.

L'*Hymenolepis* du Rat évolue donc, comme l'ont vu GRASSI et ROVELLI, dans les villosités intestinales de l'hôte qui l'héberge à l'état adulte; les cysticercoïdes trouvés chez des invertébrés ne se rattachent pas à cette espèce, car il est improbable que ce Ver ait deux modes de développement; l'expérimentation prouve le contraire et cela ne cadrerait pas avec nos connaissances sur la biologie des Cestodes.

Quant à l'*Hymenolepis* de l'Homme, une seule expérience existe, celle de CALANDRUCCIO, rapportée plus haut; elle prouve que le développement est également direct.

II. — *Transmission expérimentale à divers hôtes.*

Demandons-nous d'abord si ce Ver est un parasite ubiquiste ou étroitement spécifique. Le trouve-t-on chez d'autres animaux que l'Homme et le Rat? Examinons ces divers hôtes.

Epimys norvegicus (ERXLEBEN, 1777). C'est chez le Surmulot qu'il a été découvert par DUJARDIN et observé ensuite par de nombreux auteurs; ce Rongeur l'héberge sous les latitudes les plus variées ainsi qu'on le verra en parlant de la répartition géographique. A Paris et dans la banlieue, je l'ai trouvé 137 fois sur 733 Rats, soit une moyenne de 20,79 pour 100.

La variété albinos sauvage est aussi parasitée, j'en ai vu un exemple à Paris.

Epimys rattus (L. 1776). Le Rat noir en est également porteur. A Paris, je l'ai observé 4 fois sur 14 animaux.

Mus musculus (L., 1776). La Souris commune est moins souvent parasitée que les Rats.

Les Rats et les Souris de laboratoire (blancs, gris, panachés, etc...) l'hébergent plus souvent que leurs congénères sauvages. Tous les élevages achetés sur le marché de Paris actuellement sont contaminés et j'ai déjà dit la peine que l'on éprouve à obtenir des animaux indemnes pour l'expérimentation.

Mus sylvaticus (L., 1776) ⁽¹⁾. J'ai eu l'occasion d'observer 10 Mulots qui ont absorbé des œufs d'*Hymenolepis fraterna* à leur arrivée au laboratoire. Sacrifiés en série à partir du 4^e jour, ils étaient indemnes, à l'exception d'un seul, qui, au 7^e jour, a montré un Cestode avec organes génitaux mâles complètement développés et femelles déjà ébauchés ; évolution concordant bien avec la date d'infestation.

Micromys minutus (Pallas, 1778). Syn. *Mus pumilus* Cuv. est aussi un hôte du Ver d'après DUJARDIN. Personnellement, je n'ai pas eu ce Rongeur en ma possession.

Eliomys quercinus (L., 1766). Syn. *Myoxus nitela* (Pallas, 1778). Le Léroty avait déjà été trouvé parasité par DUJARDIN, puis par FACQUART (1894). Il semble héberger assez souvent notre Cestode. E. BRUMPT m'a communiqué un dessin inédit d'un Ténia trouvé par lui chez ce Rongeur : il s'agit vraisemblablement d'*H. fraterna*. Personnellement, j'ai eu en ma possession quatre Léroty : l'un était porteur du Ver au moment de sa capture. J'ai tenté d'infester les trois autres : un, sacrifié au 7^e jour, a montré de jeunes *Hymenolepis* dont la taille correspondait à la date d'infestation.

Myoxus glis (L. 1776). Trois Loirs, dont un infesté expérimentalement ont été réfractaires.

Microtus arvalis (Pallas, 1778). J'ai examiné 13 Campagnols, dont 11 infestés expérimentalement. Un seul de ces derniers a montré au 5^e jour dix cysticercoïdes bien développés dans ses villosités intestinales.

Gerbillus gerbillus (Olivier, 1801). Trois intestins de ces animaux étaient exempts de parasites.

Meriones Shawi (Rozet, 1833). Une autopsie négative.

Citillus citillus (L., 1766). J'ai pu me procurer des Spermophiles de Macédoine au mois d'avril, au moment de leur réveil printanier. 31 individus examinés n'étaient porteurs d'aucun Helminthe, à l'exception d'un seul, dont l'intestin contenait un Echinorhynque. Cette absence de parasites intestinaux est d'ailleurs la règle pendant l'hibernation. 25 autres ayant absorbé

(1) Ces animaux ont été capturés en Alsace, aux environs de Thann par le professeur BRUMPT ; dans la forêt de Thiaucourt (Meurthe-et-Moselle) par le docteur POTRON, et à Melun par M. CH. DEBREUIL, Secrétaire de la Société nationale d'acclimatation de France. Je suis heureux d'exprimer mes vifs remerciements à tous ces précieux collaborateurs.

des œufs d'*H. fraterna* à ce moment et sacrifiés au 8^e jour, étaient entièrement indemnes.

Je note, en passant, que je n'ai jamais rencontré *Cysticercus longicollis* Rud. décrit chez cet animal et qui d'après M. BRAUN se rapporte à *Tænia crassiceps* Rud. (22-23).

Sciurus vulgaris L., 1776. Quelques Ecureuils, tués dans la forêt d'Alençon ne m'ont pas montré de parasites.

Outre les Rongeurs, j'ai examiné :

Erinaceus europæus L., 1776. Les Hérissons m'ont parfois montré *Hymenolepis erinacei* (Gmelin, 1789). Les Puces capturées sur le corps de l'Insectivore ne contenaient pas de cysticercœde.

Crocidura Russulus (Hermann, 1780). J'ai trouvé chez la Musaraigne des environs de Paris un *Hymenolepis* abîmé que je crois pouvoir rapporter à *H. uncinata* (Stieda, 1862). J'ai essayé en vain de faire développer ses œufs chez des larves de *Ceratophyllus fasciatus* du rat. On sait que, d'après V. LINSTOW, l'hôte intermédiaire de ce Ver serait un Coléoptère : *Silpha lœvagita* Fabricius.

Enfin j'ai expérimenté sur quelques Singes :

1 *Cercopithecus callitrichus* Is. Geof., 1819.

1 *Chæropithecus sphinx* E. Geoff., 1812.

4. *Macacus cynomolgus* L., 1776.

5. *Hamadryas hamadryas* L., 1776.

Tous ces Singes ont absorbé des œufs d'*Hymenolepis* des Rats ; de plus, le *Cercopithecus callitrichus* et l'un des *Macacus cynomolgus* ont avalé des selles humaines contenant *H. nana*. Tous ces essais sont restés négatifs.

En somme, l'*H. fraterna* est un parasite des Rats (*E. norvegicus* et *rattus*) ; il vit plus ou moins facilement chez un certain nombre d'autres Muridés ; le Léroty l'héberge aussi. Les autres Rongeurs ne paraissent guère lui servir d'hôte dans la nature. Certains, tels le Campagnol, et probablement aussi d'autres Rongeurs de ce groupe se laissent infester expérimentalement. Ainsi que je l'ai dit au chapitre II, les résultats négatifs n'ont pas grande valeur pour les animaux non élevés au laboratoire, car il est toujours possible d'objecter qu'ils avaient passé l'âge favorable à l'infestation lorsqu'on les a capturés.

Reste à étudier l'hôte humain. La technique peut être la même si l'on expérimente sur l'Homme. C'est ce qu'a fait GRASSI. Il fit prendre des anneaux d'*H. fraterna* à six personnes, quatre adultes et deux jeunes garçons. Quinze jours après l'infestation, les selles du sixième patient, un enfant de cinq ans, renfermaient un certain nombre d'œufs d'*H. nana* ; un ténifuge lui fit évacuer à peu près 50 Vers de cette espèce. En outre, un autre enfant qui avait coutume de recueillir des déjections d'une personne parasitée par le Cestode, se montra infesté au bout d'un mois. Cette expérience ne pourrait être décisive, comme l'a reconnu son auteur, que faite dans un pays où les enfants n'hébergent pas spontanément *H. nana*. J'avais eu l'intention de la reprendre dans la région parisienne où ce parasitisme n'est pas signalé, mais j'ai pu me convaincre qu'elle n'était pas sans danger. Les Ténias peuvent occasionner certains troubles que nous étudierons plus loin et surtout leur expulsion est excessivement difficile par les moyens thérapeutiques dont nous disposons.

Pour cette raison, je crois préférable l'expérience inverse qui a tout autant de valeur : Infestation du Rat avec le Cestode de l'Homme. A. LOOSS dit l'avoir faite, mais il en parle incidemment, dans le traité des maladies tropicales de G. MENSE (1914). Après avoir relaté les recherches de GRASSI dont nous venons de parler et qu'il estime négatives, il ajoute « mir ist das gleiche mit *Mus alexandrinus* und *Acomys cahirinus* ebensowenig gelungen ». Il est regrettable qu'une expérience de cette valeur soit relatée sous une forme aussi succincte. L'auteur ne dit pas de quel matériel il s'est servi : matières fécales, anneaux mûrs, obtenus de quelle façon ? Les animaux employés ont-ils été élevés au laboratoire ? Sont-ils dans la nature hôtes d'*H. fraterna* ? pour *Mus alexandrinus*, variété d'*Epimys rattus*, la chose est probable ; mais pour *Acomys cahirinus*, plus éloigné zoologiquement, rien n'est moins certain, et à ma connaissance, LOOSS n'a publié aucun autre travail sur cette question.

Les Vers expulsés par un antihelminthique semblent morts comme l'avaient déjà remarqué GRASSI et ROVELLI (1892). A. LUTZ avait dit aussi (1894) que, dans ces conditions, la plupart manquent de scolex ou ont leur rostre invaginé.

N'ayant pas eu connaissance de ces faits, j'en ai été victime

et le résultat négatif de ma première expérience peut être mis sur le compte d'une faute de technique. 7 rats et souris ont absorbé des anneaux mûrs d'*H. nana* évacués par l'extrait éthéré de fougère mâle suivi d'une purgation au sulfate de soude. Tous ces animaux sont restés indemnes. Les *Hymenolepis*, fixés aussitôt après leur expulsion, m'ont permis d'obtenir d'assez bonnes préparations, mais mis à l'étuve à 37° dans de l'eau physiologique, ils ne montraient plus les mouvements si caractéristiques des Cestodes vivants :

J'ai alors élucidé le rôle néfaste de l'antihelminthique par l'expérience suivante :

27 *Epimys norvegicus*, capturés à Paris, avalent chacun un mélange composé de :

Extrait éthéré de fougère mâle	0,30 cg.
Calomel	0,03 cg.
Sulfate de soude	0,20 cg.

Cette thérapeutique est à peine suffisante pour provoquer l'action antihelminthique : Deux Rats seulement expulsent des Ténias, l'un *H. fraterna*, l'autre *H. diminuta*. L'autopsie des autres montre des *H. fraterna* parfaitement vivants malgré la médication. Les Vers expulsés ne présentent aucun mouvement dans l'eau physiologique à 37°. Leurs anneaux mûrs sont ingérés par dix Rats et Souris ; aucun d'eux ne s'infeste, alors qu'avec des œufs vivants, on réussit presque à tout coup.

J'ai alors cherché s'il n'était pas possible d'expulser les Cestodes par un médicament non spécifique, c'est-à-dire ne tuant pas le Ver, mais provoquant une assez violente inflammation de l'intestin et en augmentant les mouvements péristaltiques, atteignant ainsi indirectement le but cherché. J'ai fait absorber à un enfant macédonien porteur du parasite 35 grammes de sulfate de soude, forte dose pour son âge. Les premières selles obtenues par la purgation montraient seules des fragments d'*H. nana* ; les œufs mûrs contenaient des embryons hexacanthés bien vivants dont j'ai observé les mouvements pendant plus d'une demi-heure sous le microscope. Ce procédé serait donc bon, mais la médication énergique amène une telle débâcle de matières fécales et si peu d'Helminthes que la recherche de ces derniers est difficile.

Le mieux est donc de se contenter des œufs se trouvant normalement dans les excréments : s'ils sont trop rares, on centrifuge comme je l'ai indiqué au chapitre II.

Voici les expériences faites :

1° Selles provenant d'un jeune nègre de race Foulah, exhibé au Jardin d'Acclimatation de Paris. Vu leur consistance liquide, elles sont mises à décanter dans un verre conique. Le dépôt est ingéré par quatre Rats et trois Souris. Ces animaux, sacrifiés au 9^e jour sont indemnes.

2° Selles provenant d'une jeune fille arabe d'Alger. Le dépôt d'œufs est ingéré par treize Rats et une Souris. Six de ces Rats avalent au bout de quatre jours des œufs de *Ténia murin*. Les animaux sont tous sacrifiés huit jours après la première infestation dont on ne retrouve aucune trace. Sur les six Rats ayant absorbé l'*Hymenolepis fraterna*, deux montrent dans leurs villosités intestinales des cysticercoïdes qui correspondent à la deuxième infestation, d'après ce que nous savons du développement du Cestode.

Cette proportion de deux succès sur six expériences peut paraître faible : je l'ai obtenue intentionnellement. Nous savons qu'on peut infester presque à coup sûr le Rat en lui faisant avaler des doses massives. Ici je me suis efforcé de donner une petite quantité d'œufs, moindre que celle d'*H. nana* prise auparavant, de façon à ce que l'on ne puisse m'objecter qu'il y avait disproportion entre les deux infestations, ce qui expliquerait l'échec de la première et la réussite de la seconde.

3° Selles provenant d'un mineur belge des environs de Liège. Le dépôt d'œufs est avalé par une Souris. Cinq jours après, l'animal absorbe des œufs d'*H. fraterna*. A l'autopsie, qui a lieu onze jours après la première infestation, on n'observe aucun Cestode adulte qui correspondrait à celle-ci ; par contre, de nombreux petits *Hymenolepis* sont visibles, ayant le cou et les premiers anneaux développés avec ébauches génitales déjà formées, ce qui cadre bien avec la date de la deuxième absorption (1).

(1) J'ai pu me procurer le matériel nécessaire pour ces deux expériences grâce à Mme la doctoresse POLI-GARNIER, d'Alger, qui a bien voulu mettre à ma disposition une malade de sa clinique indigène, et, d'autre part, avec l'aide bienveillante de M. le professeur MALVOZ, de Liège. Je leur en exprime à tous deux ma respectueuse reconnaissance. Je remercie à nouveau M. le docteur Ed. SERGENT et ses collaborateurs pour leur aimable accueil à l'Institut Pasteur d'Algérie.

En ce qui concerne l'identification du parasite chez les sujets qui m'ont fourni le matériel, j'ai, comme mesure de contrôle, fait prendre un ténifuge aux enfants des expériences I et II le lendemain de la récolte de leurs selles. Tous deux ont évacué des *H. nana* bien typiques.

En résumant ces trois expériences, j'arrive à un total de 22 Rongeurs : 17 Rats et 5 Souris qui ont absorbé sans résultat des œufs d'*H. nana* provenant de trois pays différents : Afrique occidentale, Algérie, Belgique. L'infestation des murins n'est donc pas possible par les selles de l'Homme.

Au moment où je terminais ces recherches, j'ai eu connaissance d'un travail de SCHNELL, paru récemment (1918). L'auteur ayant trouvé de nombreux *H. nana* à l'autopsie d'un prisonnier de guerre roumain, les a fait ingérer à deux Souris et à des Escargots (*sp.* ?) Les animaux sont restés indemnes.

Enfin je reçois à l'instant une lettre de M. le professeur MALVOZ, de Liège, auquel j'avais communiqué mes résultats. Il a eu l'occasion de faire avaler des selles contenant *H. nana* mélangées à du pain par des Rats blancs, gris et par des Souris, sans réussir à les infester. Cette expérience est inédite et je remercie vivement M. MALVOZ de m'autoriser à la publier,

Tous ces résultats coïncident avec les expériences que j'ai faites. La méthode expérimentale nous donne donc la certitude que le Cestode de l'Homme et celui du Rat ne sont pas identiques, confirmant ainsi l'hypothèse émise en nous basant sur la morphologie.

STILES avait pensé, comme nous l'avons vu plus haut, que le Ténia du Rat était une variété de celui de l'Homme et l'avait appelé *H. nana* var. *fraterna* St. (1906). Il me semble plus rationnel d'en faire une véritable espèce, distincte de l'autre : espèce biologique plutôt que morphologique, en attendant que l'on trouve des caractères différentiels de structure plus appréciables que ceux connus actuellement. Il convient donc d'élever au rang d'espèce la variété murine. *H. nana* (V. Sieb., 1852), continuera à désigner le parasite de l'Homme ; quant à celui du Rat, il paraîtrait logique de lui restituer le nom sous lequel il a été décrit par DUJARDIN : *H. murina*, qui est significatif et universellement connu. Malheureusement on se heurte à l'inflexibilité des lois de la nomenclature qui interdisent de se ser-

vir du mot *murina*, déjà employé pour désigner un autre parasite du Rat : *Tænia murina* Gmelin, 1790. Ce *Tænia murina* est d'ailleurs oublié depuis longtemps et n'a plus qu'un intérêt historique ; nous savons aujourd'hui que c'est un cysticerque : *Cysticercus fasciolaris* Rud., 1808, forme larvaire de *Tænia crassicolis* Rud., 1810 du Chat. Néanmoins la loi étant formelle, je suis obligé de sacrifier l'appellation de DUJARDIN pour en donner une nouvelle. Afin de ne pas compliquer la synonymie déjà si confuse de ces parasites, je conserverai le nom de STILES : *fraterna*. *Hymenolepis fraterna* Stiles, 1906, sera donc le parasite du Rat, synonyme de *Tænia murina* Dujardin, 1845.

STILES pense que le Cestode du Rat est une variété de l'espèce humaine. N'est-ce pas plutôt le contraire : le Cestode de l'Homme constituant une espèce biologique dont la souche serait chez les Muridés ? L'*H. fraterna* se trouve, comme nous l'avons vu, chez plusieurs Rongeurs dans la nature. Expérimentalement, on peut augmenter le nombre de ses hôtes. Tout un groupe d'*Hymenolepis* vit chez les Rongeurs et chez d'autres petits Mammifères (Insectivores, Cheiroptères). On n'a aucune donnée sur l'époque à laquelle les Cestodes se sont adaptés à la vie parasitaire, mais on sait que les Rongeurs sont antérieurs à l'Homme. Ces raisons militent en faveur d'une souche murine qui s'est acclimatée chez l'Homme où elle se trouve maintenant à l'état d'espèce biologique, mal différenciée encore morphologiquement.

ARTICLE IV

Distribution géographique des deux parasites

Comme confirmation de ces faits, il serait intéressant d'envisager les distributions géographiques d'*H. nana* et d'*H. fraterna* et de montrer qu'elles ne sont pas exactement superposables, ainsi que cela devrait être s'il s'agissait d'un seul Ver passant de l'un à l'autre de ses hôtes. Malheureusement cette démonstration, pour être rigoureuse exigerait des recherches chez les Rats et les enfants du monde entier. Contentons-nous

de relever quelques faits connus, en faisant remarquer que, la plupart du temps, la présence d'*H. nana* chez l'Homme est signalée simplement par l'analyse microscopique des selles dans un but médical. En principe, cet examen devrait être complété par celui du Cestode expulsé; en fait les œufs sont suffisamment caractéristiques pour permettre le diagnostic. Cette méthode n'est valable que dans l'état actuel de la Science; il est possible que dans l'avenir on décrive un parasite voisin ayant des œufs semblables à ceux d'*H. nana*.

La France offre un bel exemple de la répartition inégale des deux parasites. Le Cestode du Rat se trouve sur 20,79 pour 100 des Surmulots à Paris; à Alençon, 42 sur 61 l'hébergent; il est fréquent à Rennes, à Melun; Moniez l'a signalé à Lille (1888); Broquin-Lacombe l'a trouvé sans difficulté à Troyes (1913). En revanche, le parasite de l'Homme est exceptionnel; jusqu'en 1914 il avait été observé une fois sur 745 examens de selles par G. THIRY (1913) dans les mines de fer de la Lorraine, et encore il s'agissait d'un sujet originaire de Saxe; trois cas avaient été signalés à Lyon par GARIN (1913) et un à Troyes par BROQUIN-LACOMBE (1913). Je ne tiens pas compte de ce qui s'est passé depuis la guerre, le contact entre notre population et les troupes coloniales a pu augmenter la fréquence de ce parasite par contagion interhumaine; assez peu d'ailleurs, semble-t-il, autant que la bibliographie médicale permet d'en juger.

En Allemagne, le parasite des Rats semble répandu très largement; il a été vu par GRASSI à Heidelberg, par V. LINSTOW à Gottingue (1896); je l'ai moi-même trouvé plus au nord, à Salzwedel. D'autre part, on ne possède que de rares observations d'*H. nana* chez l'Homme; celles de BÜCKLERS à Cologne (1894), de HUBER (1910), de ROEDER (1899, plusieurs cas), de LEICHENSTERN, rapportée par MERTENS (1892). Le Ténia du Rat est donc, ici aussi, plus commun que celui de l'Homme.

En Belgique, le professeur MALVOZ, qui a bien voulu me communiquer ses notes, en partie inédites (1907-1910), a trouvé les deux parasites à Liège. Celui du Rat a été vu deux fois sur cinq examens, c'est-à-dire dans la proportion habituelle, quant à celui de l'Homme, on l'observe, suivant la règle générale chez les enfants et adolescents. Il a dû être importé par une colonie de marchands ambulants italiens qui vendent diverses frian-

dises. L'espèce se perpétue sans doute grâce aux conditions de chaleur et d'humidité des mines de houille, qui favorisent aussi le développement de l'Ankylostome duodénal. C'est, en effet, en recherchant ce dernier parasite dans les matières fécales des mineurs et de leur entourage que E. MALVOZ a signalé *H. nana* trente fois de 1904 à mai 1910.

Au Danemark, KRABBE signale *H. fraterna* (1865).

En Italie, les deux Vers sont fréquents. C'est d'ailleurs le pays où ils ont été le mieux étudiés, sous l'impulsion des travaux de GRASSI et de ses élèves (voir index bibliographique), de CALANDRUCCIO qui a trouvé 10 pour 100 des enfants parasités en Sicile (1889), de SENNA (1889), de VISCONTI et SEGRÉ (1886), de SONSINO (1891) pour ne citer que les principaux. Stossich a rencontré *H. nana* aux environs de Trieste (1898).

Dans les Balkans, les deux Vers existent. L'*H. nana* humain paraît fréquent dans la région méditerranéenne, cependant R. BLANCHARD l'a signalé dès 1885 à Belgrade (1886). FRICKE l'a vu au cours de la guerre chez des soldats bulgares ou turcs (1917); FANTHAM l'a observé 1 fois sur 1.305 soldats atteints de dysenterie contractée à Gallipoli (1916). SCHNELL (1918) vient d'en observer un cas chez un prisonnier de guerre roumain. J'ai eu aussi l'occasion d'examiner des enfants réfugiés de Thrace, il existait 1 fois sur 14; chez les jeunes Macédoniens autochtones d'Yénidjé-Vardar, 1 fois sur 16. D'autre part, les Rats capturés à Salonique montrent *H. fraterna* dans la proportion de 6 sur 25.

A Alger, je n'ai trouvé *H. fraterna* que 9 fois sur 101 Rats examinés au service antipesteux de la ville. Cependant *H. nana* est assez répandu. Je l'ai vu 2 fois sur 22 enfants arabes dans une clinique indigène d'Alger, une autre fois dans les selles d'un enfant de Carnot. A Duzerville, L. PARROT (1914) le constate chez 1,5 pour 100 des Arabes du Tell algérien. SOULIÉ et DERRIEU (1916) dans les écoles maternelles d'Algérie le voient 64 fois sur 316 enfants soit 20 pour 100. Dans le Sud-Oranais, FOLEY l'a signalé à Béni-Ounif (1911) chez les enfants des Ksours dans la proportion de 4 sur 214.

En Amérique, les deux parasites sont connus. Celui de l'Homme, signalé pour la première fois par SPOONER (1873), a été revu depuis par de nombreux auteurs, citons notamment :

DEADERICK (1906), STILES (1903, 1903 *a*, 1906, 1912). JUDKINS (1914) et Mc NEIL (1915) l'ont vu au Texas ; HALL a confirmé que c'est le Cestode humain le plus fréquent en Amérique ; FREY (1915) l'a trouvé dans la proportion de 32,6 pour 100. BRIMONT (1909) l'a signalé en Guyane française chez un enfant de deux ans.

En Colombie, d'après STILES (1903), les Rats et les enfants sont parasités.

LUTZ (1894) a vu les deux Cestodes au Brésil, ainsi que CARINI et MASTRANGIOLI (1912)..

En Argentine, WERNICKE (1890) a observé le parasite humain à Buenos-Aires. PARODI (1915) l'a vu à nouveau.

Pour les autres pays, la comparaison entre les deux espèces ne peut pas être faite ; on n'a guère que des observations médicales relatives à *H. nana*.

Au Portugal, MACHADO, BETTENCOURT (1915-1916) estiment que c'est le Cestode humain le plus répandu, 333 enfants sur 503 l'hébergent.

Nous avons vu sa fréquence dans les pays méditerranéens. Rappelons qu'il fut découvert au Caire par BILHARZ, revu en Egypte par W. INNÈS (*in* SONSINO 1888) et d'autres auteurs. Tout récemment, CHRISTOPHERSON et NEWLOVE (1919), étudiant la bilharziose à Khartoum (Soudan anglo-égyptien) constatent qu'il est très commun et complique fréquemment cette affection.

En Afrique occidentale, je l'ai rencontré chez les enfants de race Malinké (Haute-Guinée Française) à peu près dans la proportion de 1 pour 18. SHIRCORE le signale en Afrique orientale (1917).

En Asie et au Japon, on le signale de plus en plus depuis que les examens de selles se font méthodiquement. RASCH l'a observé au Siam (1894), MIURA et YAMAZAKI au Japon (1897) ; les médecins anglais : CLAYTON LANE (1916), STEWART (1916), NAMBIAR (1917), le voient à maintes reprises dans l'Inde.

Aux Philippines, d'après RISLER et GOMEZ (1910), 1 à 2 pour 100 des enfants l'hébergent ; GARCIA ne le trouve qu'une fois sur 1.603 examens (1917), HALLOCK l'observe en Amérique chez des soldats revenant des Philippines (1913).

Dans les pays froids, il est beaucoup plus rare : nous avons dit qu'on en comptait 4 ou 5 cas en France, 4 en Allemagne ; en

Russie, celui d'AFANASYEFF, de GUSSEF (1897 1893), un autre, très douteux de PREDTETSCHENSKY dans une urine chyleuse (?) (1900), un autre encore, de PILATOFF, rapporté par LECOMTE (1913).

En Angleterre, on ne connaît guère que celui de RANSOM à Nottingham (1856).

Dans cette énumération rapide, je n'ai cité que les travaux pouvant nous renseigner sur la répartition géographique de nos Vers ; on trouvera une bibliographie plus complète dans les monographies de R. BLANCHARD (1891 *b*), de RANSOM (1906), de STILES (1906) et, pour les publications récentes, dans les excellentes analyses du *Tropical diseases Bulletin* (*Tropical diseases Bureau, Imperial Institut, S. W. London*).

La distribution géographique des deux *Hymenolepis* peut donc être comprise ainsi :

L'*H. fraterna* a été trouvé sans difficultés dans tous les pays où il a été cherché. Il paraît donc cosmopolite.

L'*H. nana* est un Ver des pays chauds, fréquent dans l'Europe méditerranéenne, en Asie, Afrique et vraisemblablement en Océanie. Il ne paraît pas s'acclimater facilement dans les contrées froides, où sa présence est assez exceptionnelle. Cependant en Amérique du Nord il est commun ; je crois qu'il s'agit d'une importation africaine faite au moment de la traite des Noirs ; l'*H. nana* rappelle singulièrement par sa distribution géographique un autre Ver parasite humain, le *Necator americanus* (STILES, 1902), également fréquent en Amérique pour la même raison et d'origine asiatique ou africaine.

En somme, la répartition géographique des deux Vers cadre bien avec la conclusion dualiste des méthodes morphologique et expérimentale.

ARTICLE V

Etude biologique des deux parasites

Il me semble intéressant de compléter ce chapitre par quelques détails sur la biologie des deux parasites et sur leurs rapports avec leurs hôtes.

I. — *Hymenolepis fraterna*

A. *Age d'infestation*. — Le jeune Rat peut s'infester dès qu'il cesse d'être allaité par sa mère. C'est dans les 6 à 8 semaines qui suivent le sevrage que l'expérience réussit le plus facilement. Ultérieurement, elle devient de moins en moins commode et, vers le milieu du troisième mois, ne donne plus qu'exceptionnellement des résultats positifs. Ces faits avaient déjà été vus par GRASSI, j'ai eu l'occasion de les confirmer plusieurs fois.

B. *Evolution de l'œuf*. — Grassi est arrivé aux résultats suivants. L'embryon ne peut être mis en liberté qu'après action des sucs gastrique et pancréatique ; les œufs mûrs s'échappant des anneaux ne peuvent donc évoluer sur place et doivent être avalés à nouveau. Le même auteur a fait absorber des œufs à des Rats âgés de plus de trois mois ; il les a retrouvés intacts dans les selles. Il n'y a donc pas eu digestion dans l'estomac.

Je suis arrivé à des résultats analogues en variant la technique. Un rat, récemment sevré, avale une grande quantité d'œufs, dilués dans un bol alimentaire abondant. Au bout de quelques heures, il est sacrifié et les diverses portions du tube digestif, ligaturées et examinées séparément. Les œufs se trouvent depuis l'estomac jusqu'au cæcum inclusivement.

Dans l'estomac : 58 œufs complets, 5 embryons libres.

Première portion de l'intestin grêle : 117 œufs complets, 1 embryon libre.

Lieu d'élection : 119 œufs complets, 8 embryons libres.

Derniers centimètres avant la valvule iléo-cæcale : 15 œufs complets, plusieurs coques externes vides.

Cæcum : nombreux œufs complets.

Il n'y a donc pas digestion des coques par les sucs digestifs : c'est l'embryon qui s'échappe activement des coques : la figure 6 montre précisément l'un d'eux fixé pendant cette opération. Ce résultat confirme les travaux de A. MARTIN sur les œufs de Nématodes (1913).

C. *Immunité*. — J'ai fait les recherches suivantes :

Dix jeunes rats, issus d'un élevage indemne, absorbent des œufs d'*H. fraterna* avec la technique habituelle.

Au 9^e jour, sept d'entre eux en avalent une nouvelle dose et sont sacrifiés 100 heures après. L'un est entièrement négatif, les six autres montrent des Vers en voie de développement, correspondant à la première infestation, mais aucun ne présente de cysticercoïde ou de scolex formés, pas plus que d'embryons en voie d'évolution dus à la seconde expérience.

Les trois survivants absorbent la seconde dose infestante au 25^e jour. A ce moment ils montrent tous des œufs dans leurs selles. Ils sont sacrifiés quatre jours après. On retrouve bien les Cestodes développés de la première absorption, mais rien qui corresponde à la deuxième.

Une première atteinte confère donc bien l'immunité.

D. *Conditions d'infestation.* — Le pouvoir infestant paraît être lié à l'état de santé de l'hôte.

Quatre jeunes Rats, chétifs par suite d'un sevrage prématuré, avalent des œufs au bout de sept et huit jours, trois d'entre eux succombent à la cachexie, l'autopsie ne montre aucun Cestode adulte ni larvaire. Le quatrième se rétablit mais ne présente pas d'œufs dans ses selles examinées quotidiennement. Au bout de vingt jours, paraissant guéri, il est à nouveau infesté, cette fois avec succès, les œufs apparaissent dans ses excréments au 15^e jour.

E. *Durée de l'infestation.* — La facilité avec laquelle s'infestent les jeunes animaux tendrait à faire supposer que, dans la nature, les Rats parasités doivent être plus nombreux qu'ils ne le sont en réalité. Je pense qu'un certain nombre se débarrassent de leurs Ténias en devenant adultes.

Quatre rats sont infestés expérimentalement. Au 14^e jour, les selles de trois d'entre eux montrent des œufs, au 19^e jour également. Au bout d'un mois, ils sont sacrifiés et sont tous indemnes. Les trois parasités se sont donc guéris.

Quatre Souris sont infestées. Toutes montrent des œufs au 14^e jour. Au bout de 27 et 30 jours, elles sont sacrifiées. Une seule a conservé ses Cestodes. Les autres les ont perdu.

Il est donc probable que les choses se passent ainsi à l'état de liberté. Des élevages entiers s'infestent par promiscuité, mais plusieurs guérissent de leur helminthiase en devenant adultes et, ayant acquis l'immunité, restent indemnes.

F. *Habitat du Ver.* — L'*H. fraterna* est étroitement spécia-

lisé à la dernière portion de l'intestin grêle. GRASSI indique 13 à 14 centimètres en partant de l'extrémité postérieure. Souvent, je l'ai trouvé à partir du 7^e ou 8^e centimètre, mais cela dépend de l'intensité de l'infestation. Lorsque les parasites sont très abondants, ils se répandent en amont et surtout en aval du point d'élection, jusqu'à la valvule, mais sont toujours plus nombreux à leur endroit de prédilection. Une fois, cependant, j'ai eu entre les mains une pièce qu'a bien voulu m'envoyer de Rennes le professeur BRUMPT : une trentaine environ d'*H. fraterna* étaient fixés au milieu de l'intestin grêle, on n'en voyait qu'à cet endroit. Le Surmulot qui les hébergeait était couvert de plaies ulcérées et suppurantes. Peut-être existait-il une relation entre cet état pathologique de l'hôte et la localisation exceptionnelle du parasite ; ce fait serait à rapprocher de ceux cités précédemment, relatifs à la non-infestation d'animaux cachectiques.

G. *Associations parasitaires*. — A. RAILLIET (1895, p. 293) dit que les Rats parasités par notre Cestode sont réfractaires à l'invaison des autres Téniiidés. L'*H. fraterna* existe en effet seul dans la grande majorité des cas ; cependant, à Paris, j'ai eu quatre fois l'occasion de le rencontrer avec *H. diminuta*, l'une et l'autre espèce prédominant. A Salonique, cette association paraît bien plus fréquente ; sur 25 Rongeurs, 2 hébergeaient les deux Cestodes. Dans tous les cas, il s'agissait des Vers adultes, avec anneaux mûrs ; les têtes ont été examinées.

En étudiant *H. diminuta*, j'ai déjà dit que je n'avais jamais réussi l'infestation, cependant facile, du Rat, lorsque cet animal hébergeait déjà *H. fraterna*.

J'ai eu, en outre, l'occasion d'observer une souris blanche, provenant des élevages de l'Institut Pasteur, parasitée par *H. fraterna* et *Catenotenia pusilla* (Goeze, 1732). Il y avait sept ou huit exemplaires de ce dernier, fixés à la portion antérieure de l'intestin grêle ; l'un contenait des œufs mûrs que j'ai essayé en vain de faire évoluer chez des larves et des adultes de *Tenebrio molitor*. On sait que le Ver de farine serait l'hôte intermédiaire de cette espèce d'après GRASSI et ROVELLI. Quant à *H. fraterna*, il ne paraissait aucunement incommodé par le voisinage de l'autre espèce et ses œufs, absorbés par une souris, se sont développés normalement.

H. *Réaction de l'Hôte.* — Le Rat ne paraît aucunement souffrir de son Ténia. MINGAZZINI (1899) constate qu'il pénètre profondément dans la lumière des glandes de LIEBERKÜHN en provoquant une légère altération épithéliale de la glande. Les crochets du rostre s'enfoncent dans les cellules épithéliales qu'ils peuvent altérer ou détruire. Au point de contact des ventouses, on constate de légères élévations qui pénètrent à l'intérieur. Il s'agit d'ailleurs d'altérations très superficielles. BRUMPT (1913), dans son *Précis de Parasitologie*, figure une coupe d'intestin de Rat, montrant le Cestode en place ; on ne constate aucune lésion. J'ai moi-même pratiqué des coupes semblables et je n'ai jamais vu que de minimes réactions au niveau où les cellules épithéliales pénètrent dans les ventouses par suite de l'aspiration de celles-ci. On remarquera aussi cette absence de réaction en ce qui concerne les formes larvaires. La figure 2 de la planche VII, microphotographie d'une coupe d'intestin de Rat contenant un cysticercoïde, montre les tissus de l'hôte absolument normaux.

GRASSI et CALANDRUCCIO avaient vu de la leucocytose cæcale, MINGAZZINI met en doute ce fait après avoir examiné les préparations.

Dans un seul cas, un de mes Rats est mort d'une diarrhée sanguinolente. Il hébergeait de nombreux *Hymenolepis*. L'intestin, au lieu d'élection, montrait une desquamation épithéliale accompagnée de processus nécrotiques. Plus loin, le gros intestin faisait voir également une desquamation moins accentuée, mais avec inflammation plus intense, surtout dans la sous-muqueuse. Je n'ose affirmer que la mort et les lésions sont bien dûes à *H. fraterna* et qu'il ne s'agit pas d'une affection intercurrente.

Le sang des Rats, même très parasités, ne m'a jamais montré d'altérations globulaires analogues à celles que l'on trouve dans les intoxications humaines (hématies nucléées, labrocytes, etc).

II. — *Hymenolepis nana*

Pour étudier le parasite humain, il est difficile de suivre la même marche que pour celui du Rat. L'impossibilité de l'expé-

rimentation, l'intérêt médical, font que je suis obligé d'abrégier le côté biologique, moins connu, et d'insister davantage sur la pathologie de l'helminthiase.

A. *Age d'infestation*. — Comme son congénère, l'*H. nana* est essentiellement un parasite de l'enfance ; c'est dans le jeune âge qu'il a été signalé le plus souvent. Cependant, surtout depuis la guerre où l'on a eu l'occasion d'examiner un grand nombre de selles de soldats coloniaux, on connaît des cas de parasitisme chez l'adulte. Je pense que les choses doivent se passer comme pour *H. fraterna* ; beaucoup d'enfants expulsent leurs parasites en devenant adultes.

B. *Durée de l'infestation*. RANSOM (1906) donne comme durée de l'infestation : 2 mois, 6 mois, 7 mois, 1 à 2 ans, 2 ans 1/2. Je suis arrivé à des chiffres bien supérieurs. H. FOLEY a signalé (1911), à Beni-Ounif la présence de notre Ver chez des enfants indigènes. Ses observations ont été faites du 14 mars au 27 avril 1910, positives chez sept sujets. Grâce à son obligeance, j'ai pu revoir les selles de ces jeunes parasités le 17 avril 1914, soit quatre ans après. Cinq montraient encore des œufs. L'un d'eux, après avoir pris l'extrait de fougère mâle suivi d'une purgation a expulsé de nombreux *Hymenolepis*. Un des deux autres, dont les selles étaient négatives, a absorbé les mêmes médicaments ; il n'a rendu aucun Ténia, confirmant par là mon examen microscopique (1).

Il est vrai que dans un autre cas, un jeune arabe d'Alger, dont les selles avaient été positives le 14 avril 1914, ne m'a plus montré d'œufs à un nouvel examen pratiqué le 30 avril 1919, soit cinq ans après.

La durée de l'infestation peut donc excéder quatre ans : il est probable qu'elle se prolonge jusqu'à l'âge adulte.

C. *Habitat*. — Comme le Cestode du Rat, le Ver habite la dernière portion de l'intestin grêle, l'iléon, aux deux tiers ou trois quarts supérieurs. On le trouve également en grande quantité dans beaucoup de cas. LUTZ en a compté plus de deux mille (1894). Par contre WALTER INNÈS n'en a trouvé qu'un seul (*in* SONSINO, 1883).

(1) Je suis heureux de remercier ici le docteur FOLEY qui m'a si aimablement accueilli à son laboratoire de Beni-Ounif et a grandement facilité mes recherches.

D. *Association*. — Il existe avec d'autres Vers intestinaux. Presque toujours les Nématodes communs de l'Homme : Ascarides, Trichocéphales, Oxyures lui sont associés ; assez rarement l'*Ancylostomum duodenale* Dub. d'après MALVOZ (1910). Je l'ai aussi trouvé avec des œufs de *Necator americanus* St. chez un jeune nègre de Haute-Guinée. D'autres Cestodes peuvent vivre avec lui : *Tænia saginata* G. d'après PERRONCITO et AIROLDI (1888), *Tænia solium* L., d'après R. BLANCHARD (1891 b).

E. *Réactions de l'Hôte*. On peut appliquer à l'*H. nana* la formule de toutes les helminthiases : beaucoup de porteurs, peu de malades. Dans les pays où il est fréquent, les enfants qui l'hébergent ne paraissent aucunement s'en ressentir ; ce sont des examens systématiques de matières fécales qui le font découvrir. Dans les cas où l'on a observé quelques troubles, il était souvent associé à d'autres parasites : Vers ou Protozoaires intestinaux, de plus il s'agissait d'enfants paludéens, géophages... etc., de telle sorte qu'il est bien difficile de savoir au juste ce qui doit être mis sur son compte. On a pu, cependant, par quelques autopsies et grâce à plusieurs observations prises dans de bonnes conditions, avoir certains renseignements sur sa pathogénie. Nous l'étudierons sous deux rubriques.

1° *Troubles locaux*. — BILHARZ qui découvrit le parasite à l'autopsie d'un enfant mort de méningite signale des placards de sang extravasé dans la muqueuse ; ce serait les points d'attache des Vers. GRASSI les a vus profondément implantés dans la muqueuse, VISCONTI et SEGRÉ (1886) dans un cas où il y avait 400 *H. nana* dans l'iléon, ont observé une tuméfaction de la muqueuse avec hyperhémie, les Vers étaient noyés dans un épais mucus. Au microscope, on constatait une infiltration lymphoïde de la muqueuse.

Au point de vue clinique, ces lésions se traduisent par de l'entérite avec diarrhée parfois sanguinolente. La réaction de WEBER est toujours positive, d'après GARIN (1913). Le ventre est tendu, douloureux. Dans les infestations plus intenses, on observe un état saburral de toutes les voies digestives.

2° *Troubles généraux*. — ROSSI (1914) a éprouvé un sérum d'individu infesté d'*H. nana* sur les globules rouges de deux autres sujets, dont l'un également parasité, l'autre sain, et sur les globules de lapin. Les toxines élaborées par le Ténia

augmentent le pouvoir hémolysant et provoquent une destruction considérable des hématies, que l'hématopoïèse ne parvient pas toujours à remplacer.

L'éosinophilie a été vue cinq fois sur six par MAC. NEIL (1913). Je l'ai également observée chez la jeune Arabe d'Alger qui m'a fourni les œufs ayant servi à l'expérience II. Voici sa formule leucocytaire :

Polynucléaires neutrophiles	69
Polynucléaires éosinophiles	13
Grands mononucléaires	3
Lymphocytes	13
	100

Aucun élément pathologique.

Les selles contenaient seulement des œufs d'*H. nana* et le vermifuge administré a provoqué l'expulsion de ce Cestode à l'exclusion de tout autre Helminthe. C'est donc bien à notre Ténia que doit être attribué l'excès d'éosinophiles dans le pourcentage ci-dessus. Je dois faire remarquer que cette malade était traitée pour hérédosyphilis. Néanmoins, vu l'absence de polynucléose et de réaction myéloïde dans sa formule qui est absolument normale, sauf pour l'éosinophilie, je crois pouvoir mettre cette dernière sur le compte du parasitisme intestinal.

L'*Hymenolepis nana* provoque donc de l'éosinophilie, suivant la règle générale des Helminthiases.

Cliniquement, on observe de l'anémie : décoloration des muqueuses, amaigrissement et parfois des accidents nerveux, convulsions épileptiformes, tétanie, laryngo-spasme, troubles oculaires, perversion du goût..., etc.

Il ne me paraît pas utile de rapporter ici la longue énumération des symptômes contenus dans les observations médicales. Je renvoie au mémoire de RAXSON qui relate les 106 cas connus jusqu'à sa publication (1906). Récemment CHRISTOPHERSON et NEWLOVE qui ont observé *H. nana* un grand nombre de fois à l'hôpital de Khartoum (1919), l'ont accusé de provoquer des troubles cardiaques. Ils citent l'observation d'un malade présentant de la tachycardie avec symptômes d'anémie, qui fut guéri par l'expulsion des parasites.

En somme, la pathologie de l'*H. nana* est celle de toutes les Helminthiases et les ressources de la clinique sont impuissantes à le différencier des autres vers intestinaux.

F. *Diagnostic*. — Si le diagnostic est impossible par les moyens cliniques, il est au contraire des plus simples par l'examen microscopique des selles. Le médecin devra y penser dans les entérites chroniques accompagnées d'anémie, surtout s'il survient des accidents nerveux. Lorsque les Vers sont assez nombreux pour occasionner des troubles, on trouve les œufs en abondance dans les matières fécales. Leur structure est suffisamment caractéristique pour les faire reconnaître, même si l'on n'a pas une grande habitude de ces recherches. Au besoin, on pourra se familiariser avec leur aspect en examinant les déjections de Rat parasité par *H. fraterna*.

S'il s'agit de dépister les porteurs de germes, les œufs peuvent être très rares, je conseille alors l'enrichissement par la méthode TÉLÉMAN-LANGERON (1916, p. 600). On emploiera cette technique telle qu'elle est décrite, et non avec la modification que j'ai indiquée au chapitre II, dans un but spécial, soit : dilution des matières, tamisage, addition d'acide chlorhydrique, d'éther, centrifugation. Le culot de centrifugation des matières ainsi traitées montre les œufs beaucoup plus nombreux qu'à l'examen direct. Une préparation qui me présentait 120 œufs, montée à l'état frais sous une lamelle 32/22, en faisait voir 1.200 dans les mêmes conditions après l'opération, soit une multiplication par 10. Dans une autre, les résultats étaient 65 avant, 1.120 après, soit 17 fois plus. Ces expériences ont été faites avec des matières homogènes du cæcum de Rat : les selles humaines sont de consistance trop variable pour qu'il soit possible de se faire une idée de leur enrichissement exact par ce procédé.

Toutefois cette technique échoue avec des matières fécales conservées. Des selles rapportées d'Algérie, conservées dans du lactophénol et dans du formol à 5 pour 100, n'ont plus montré après centrifugation les parasites vus à l'état frais ; il s'agissait non seulement des œufs d'*H. nana*, mais aussi de ceux de Trichocéphales qui sont cependant très sensibles à la méthode.

G. *Traitement*. — Nous avons vu qu'il y avait peu de malades relativement au nombre de porteurs. Le traitement différera

donc suivant qu'il s'agira de guérir un sujet en lui enlevant l'excédent de ses Vers ou de débarrasser complètement un porteur d'œufs.

Traitement médical. — Le traitement médical d'*H. nana* ne diffère en rien de celui des autres Cestodes. On le trouvera décrit dans les traités de médecine et de thérapeutique. Je rappelle simplement que le principe de toutes les méthodes proposées est le suivant : l'intestin du malade étant aussi peu encombré que possible, on lui fait absorber un médicament spécifique qui anesthésie ou intoxique le Ver, puis on profite de l'engourdissement de ce dernier pour le chasser par une purgation. Les auteurs anciens se servaient surtout comme ténifuge de l'extrait éthéré de fougère mâle, on y a substitué le thymol avec plus ou moins de succès, actuellement les auteurs anglais et surtout américains obtiennent de bons résultats avec l'huile essentielle de Chénopode (*Chenopodium anthelminticum* L.) Cette préparation figure au Codex américain (*The pharmacopoeia of the U. S. A.*; p. 290). Il me semble cependant utile d'insister sur la difficulté qu'il y a pour débarrasser complètement un sujet de tous ses Cestodes. C'est d'ailleurs un fait général de médecine humaine ou vétérinaire, que les Vers intestinaux, lorsqu'ils sont nombreux, deviennent extrêmement difficiles à expulser. J'ai pu m'en rendre compte dans de nombreux cas. MALVOZ (1910), MIURA et YAMAZAKI (1897) ont observé des récidives après le traitement. FOLEY constate que le parasite est tenace (1911). GARIN, malgré trois cures répétées de 30 à 40 jours a vu à nouveau des œufs dans les selles de ses malades (1913). Cependant LECOMTE écrit que l'extrait de fougère mâle « vient aisément à bout du *Tænia nana* » (1913). Cette assertion me paraît assez étonnante.

Traitement hygiénique. — Après ce que nous venons de dire, on en conçoit toute la difficulté. Seules, les cures répétées peuvent avoir des chances d'aboutir à l'expulsion totale des parasites. Le mieux sera de prendre comme modèle le traitement de l'ankylostomose ; soit de l'*Ancylostomum duodenale* Dubini dans les mines d'Europe, soit du *Necator americanus* Stiles en Amérique. Pour le premier, on consultera avec fruit les travaux de CALMETTE et de ses élèves (1905) ; pour le second, les rapports sanitaires américains, longuement analysés dans le tropi-

cal diseases bulletin, contiennent toutes les indications nécessaires.

H. *Prophylaxie*. — La prophylaxie ne peut être entreprise dans les contrées plus ou moins civilisées où le Ver est endémique ; elle exigerait d'énormes frais et un bouleversement total des mœurs indigènes. Par contre j'estime qu'il est bon de se garantir du Cestode dans les pays où il est rare, comme la France, lorsqu'on y rencontre un sujet qui l'héberge. On évitera la promiscuité avec les camarades, notamment la pratique commune dans la classe pauvre, de faire coucher plusieurs enfants dans un même lit. STILES a remarqué que le jeune parasite contaminait souvent ses frères et sœurs de cette manière.

Il faudra également désinfecter les selles du porteur d'*Hymenolepis*. L'opération étant peu pratique par la chaleur, on aura recours aux agents chimiques ; mais il les faut plus énergiques que pour une destruction de Microbes ou de Protozoaires, en raison de la résistance des coques d'œufs. Comme je l'ai dit au chapitre II, les acides minéraux et l'eau de Javel m'ont donné de bons résultats. Cette dernière a été employée par LAMBINET et d'autres hygiénistes dans la lutte contre l'Ankylostome. En suivant au microscope l'action de ces liqueurs sur l'œuf, on voit presque instantanément le protoplasme devenir granuleux, tandis que la pseudo-membrane se détache et se contracte. L'embryon se rétracte dans son enveloppe. Après 10 minutes, plusieurs coques externes ont disparu. Bien entendu, avec des œufs obtenus par dilacération de l'utérus, les phénomènes de destruction sont bien plus rapides et plus complets, mais en fait, on n'a à désinfecter que ceux qui se trouvent dans les matières fécales. Les résultats ont été les mêmes avec l'eau de Javel titrant 21 à 23° et l'acide chlorhydrique ; je me suis servi pour ce dernier de la liqueur impure commerciale afin de mieux me rapprocher des conditions de la réalité ; il est moins commode à manipuler que l'eau de Javel à cause de ses vapeurs, mais son prix est plus modique.

Ces expériences ont été faites avec les œufs du Cestode de Rat, mais on peut évidemment conclure de ceux-ci à ceux de l'Homme.

CHAPITRE VI

RÉCHERCHES SUR DIVERS CESTODES

Sous ce titre, j'exposerai les premiers résultats de recherches en cours sur quelques Cestodes. Les événements de ces dernières années, joints aux difficultés matérielles que présente actuellement la recherche scientifique m'obligent à publier mes expériences inachevées. J'espère les continuer dès que les circonstances seront plus favorables.

ARTICLE PREMIER

Recherches sur les Cestodes de Poules

Les Poules que j'ai autopsiées provenaient pour la plupart de la région du Gâtinais, centralisées à Montargis (Loiret) et expédiées à Paris. J'en ai examiné quelques-unes, aux Halles centrales de Paris, dont l'origine m'est inconnue.

D'autre part, j'ai pu en observer un certain nombre à Yénidjé-Vardar, petite ville de Macédoine située à 48 kilomètres de Salonique, dans la direction Nord-Ouest.

D'une façon générale, les Poules parvenant à Paris sont peu parasitées, sans doute parce qu'elles sont élevées en captivité et gavées avec des aliments spéciaux ; elles ont moins de chances de se contaminer que celles qui vagabondent dans les rues des villages. En outre, dans un but de lucre, on a maintenant tendance à les tuer de plus en plus jeunes, de sorte que les Cestodes hébergés sont souvent incomplètement développés et n'ont pas d'anneaux mûrs, ils sont donc impropres à l'expérimentation. Dans ces conditions, on comprend qu'il faille ouvrir un très grand nombre d'intestins avant de trouver un matériel convenable.

I. — *Choanotænia infundibulum* (BLOCH, 1779).

Syn. *C. infundibuliformis*, (Goeze, 1792).

Ce Cestode est commun en France et en Macédoine, un peu moins fréquent cependant que *Davainea cesticillus*. On le détermine sans difficultés par les caractères de son scolex et de ses organes génitaux qui se colorent facilement. GRASSI et ROVELLI l'ont trouvé souvent en Lombardie et à Catane (Sicile), même chez les poules élevées en pleine ville par la classe pauvre. D'après eux, le cysticercoïde vit chez *Musca domestica* L ; on peut en rencontrer jusqu'à 30 à 35 dans la cavité générale de cet Insecte. De plus, quelques mouches domestiques capturées au laboratoire même de l'Université de Catane, où étaient déposés des *C. infundibulum* pour l'étude, se sont infestées.

P. SOLOVIOV (1911), en faisant absorber tous les jours une vingtaine de mouches domestiques à un jeune poulet pendant un certain temps, a trouvé quelques mois après, des anneaux mûrs de *D. infundibulum* dans ses selles.

Ces recherches ont été reprises récemment par GUTBERLET (1916-1916 a) qui a infesté expérimentalement des mouches adultes avec les œufs mûrs du Ver, et, d'autre part, a fait développer le Ténia chez de jeunes poulets en leur faisant ingérer des mouches parasitées. Le cycle complet a donc été reproduit expérimentalement par cet auteur. Le cysticercoïde se forme en 12 jours, chez les mouches adultes seulement et non chez leurs larves.

J'ai fait également développer le cysticercoïde chez un Coléoptère : *Geotrupes sylvaticus* Panzer, 1793, en suivant quelques étapes de l'évolution.

En infestant les Coléoptères par la technique habituelle les embryons sont mis en liberté dans l'intestin et pénètrent dans la cavité générale. L'embryon s'hypertrophie, la lacune se creuse comme chez *Hymenolepis diminuta*, mais l'évolution est plus lente. Au bout de 17 jours, le parasite examiné à la loupe binoculaire se présente sous l'aspect d'un kyste sphérique ou légèrement ellipsoïdal, dont le diamètre est de 330 μ environ.

Il est formé de deux parties bien distinctes : le pôle céphalique grisâtre, siège d'une active prolifération et le reste de l'organe, transparent, occupé en grande partie par la lacune. Au microscope, on distingue dans le pôle céphalique les lignes de démarcation des ébauches qui donneront le rostre et les ventouses. Le pôle caudal ne subit aucune différenciation ; il porte généralement une ou deux paires de crochets de l'hexacanthé, mais ceux-ci peuvent être épars à la surface de la larve. En somme, à part le pôle céphalique, le cysticercoïde est constitué par une bordure de tissu mésenchymateux périphérique avec la lacune au centre, qui est parfois encombrée par quelques lâches travées issues du mésenchyme. Une épaisse cuticule entoure le tout et l'on voit déjà une membrane adventice.

Au bout de 26 jours, le cysticercoïde est complètement formé, l'infestation peut être très intense et un seul géotrupe montrer de nombreux parasites. La larve se présente encore sous l'aspect d'un kyste sphérique dont le diamètre n'a pas augmenté, mesurant toujours à peu près 330 μ . Il ne possède pas de queue comme *H. diminuta* et c'est sous cet aspect que GRASSI et ROVELLI l'ont vu dans la cavité générale de la Mouche domestique. Il est entouré d'une membrane adventice qui se plisse autour de lui et rend sa structure difficile à voir sur les préparations. Dans les coupes, elle se montre formée d'un cuticule qui s'accole à celle du parasite et qui est entourée de tissu cellulaire d'épaisseur variable.

Le cysticercoïde proprement dit a une structure bien moins compliquée que celle d'*H. diminuta*. L'invagination a eu lieu suivant la règle générale et nous pouvons encore, avec GRASSI et ROVELLI, comparer notre larve à une figure de gastrula. La paroi externe, si profondément différenciée chez *H. diminuta* est simplement composée ici d'une couche mésenchymateuse assez régulièrement rangée à la périphérie, où sont implantés les crochets de l'hexacanthé. La lacune, dans laquelle a eu lieu l'invagination (cavité de segmentation d'une gastrula) est parcourue par quelques travées. La paroi interne, qui, en se soudant à elle-même au moment de l'évagination pour former une colonne, donnera le cou du Ténia, est formée de tissu cellulaire jeune en pleine vitalité. Le scolex se trouve au fond de la cavité gastrulaire (archenteron) qu'il occupe entièrement.

Comme il s'agit ici d'une espèce armée à rostre bien développé, nous observons une deuxième invagination, non apparente chez *H. diminuta*. Elle se trouve au sommet de la tête, contient le rostre avec sa couronne simple de 16 à 20 crochets ayant la forme et les dimensions caractéristiques de *C. infundibulum*, soit 25 μ en moyenne de longueur totale. Entre les ventouses, on distingue plusieurs masses qui peuvent être interprétées comme des ganglions nerveux. Le système aquifère se voit mal sur les coupes.

Somme toute, cette description coïncide avec celle de GRASSI et ROVELLI qui n'ont pas suivi la formation de la larve. Celle-ci se fait suivant la règle générale chez tous les cysticercoïdes : les ébauches du rostre et des ventouses précèdent l'invagination. Il s'agit d'un type anoure avec paroi externe peu différenciée.

Toutefois nous nous trouvons, les auteurs italiens et moi, en contradiction avec GUTBERLET qui décrit et figure même au cysticercoïde une queue portant les crochets de l'hexacanthé. Elle serait reliée au kyste proprement dit par une espèce de pédicule. J'ai assez mal compris le dessin représentant cet aspect et me demande s'il ne s'agirait pas de deux cystiques dans une même membrane adventice, dont l'un serait dégénéré ou en formation. Quoi qu'il en soit, GRASSI et ROVELLI n'ont jamais vu de queue, leur texte est formel à cet égard : « Nel cisticercoide della *T. cuneata* manca affatto la coda : così pure nel cisticercoide della *T. infundibuliformis* (Goeze nec Duj.) » (1892, p. 48). Leurs planches montrent l'absence de queue. C'est également ce que j'ai toujours observé.

Une autre différence, celle-là de moindre importance, est la durée de l'évolution : GUTBERLET a vu les cysticercoïdes au 12^e jour, dans mes expériences ils n'étaient mûrs qu'au bout de trois semaines environ. Mais on sait que le développement peut se ralentir ou s'accélérer suivant une foule de circonstances qui influent sur lui.

L'évagination de la tête se fait facilement dans l'eau physiologique à 37°, sans qu'il soit nécessaire d'ajouter du suc intestinal ou d'alcaliniser le liquide. Le scolex entraîne la paroi interne qui, en se soudant, donne le cou. Le reste du kyste et la membrane adventice restent suspendus au jeune Ver et

doivent tomber dans la suite. Le rostre est la plupart du temps évaginé, en pleine extension et cherche à se fixer.

Vu la facilité avec laquelle s'infeste *Geotrupes sylvaticus*, je crois qu'il forme dans la nature un hôte intermédiaire normal. Ses mœurs coprophages le rendent apte à absorber des œufs de *C. infundibulum*; d'autre part les Poules, picorant dans les excréments frais peuvent trouver cet insecte et le dévorer. Expérimentalement j'ai fait avaler 108 Géotrupes à un jeune Poulet qui n'en a paru aucunement incommodé.

II. — *Davainea cesticillus* (Molin, 1838)

Cette espèce est une des plus fréquentes, aussi bien dans la région du Gâtinais qu'en Macédoine. Comme la précédente, elle est facile à déterminer par son scolex et ses organes génitaux.

D'après GRASSI et ROVELLI, l'hôte intermédiaire est probablement un Coléoptère ou un Lépidoptère. En procédant par élimination ces auteurs écartent les Araignées, Phalangides, Myriapodes, Fourmis et Lombrics, ainsi que les ectoparasites et le plankton d'eau de boisson. Le Ver vit chez les Poulets élevés artificiellement, de juin à octobre.

GUTBERLET a essayé sans succès d'infester la Mouche domestique : l'insecte se nourrit volontiers sur les proglottis, mais les œufs ne pénètrent pas dans son tube digestif. *Tenebrio molitor* est également resté indemne.

Cependant ACKERT (1917) a publié une note préliminaire où il indique que *D. cesticillus* évolue chez la Mouche domestique. Des poulets élevés dans une couveuse artificielle et placés dans des conditions où la contamination semblait impossible, nourris d'une façon spéciale, ont ingéré des mouches ayant été en contact avec des anneaux du Cestode. Chez 12 poulets ayant avalé plusieurs centaines d'insectes, on recueille 9 ténias. Les témoins n'étaient pas parasités. Le cycle évolutif du cystique chez l'hôte intermédiaire sera décrit après examen du matériel.

L'auteur donne diverses figures, notamment un dessin d'embryon paraissant-enveloppé de la coque interne et de la zone granulo-graisseuse que nous avons étudiée précédemment (p. 133).

Cette dernière atteint une trentaine de μ , d'après le grossissement indiqué. Nous savons, d'autre part, que la coque externe de l'œuf chez *D. cesticillus* a $85 \mu/75 \mu$ d'après STILES (1896). Je trouve des chiffres un peu plus élevés, soit $100 \mu/80 \mu$, avec du matériel frais examiné dans l'eau physiologique. D'après ce que nous savons de la trompe de *M. domestica* (p. 89 et 146) il paraît impossible que de tels œufs soient aspirés, même en prenant comme base les chiffres de STILES, inférieurs aux miens. La seule explication de l'expérience ci-dessus relatée est que la Mouche a absorbé des embryons en partie dépouillés de leurs enveloppes, comme celui qui est dessiné par ACKERT, mais ce n'est pas ainsi que les choses se passent chez les autres Cestodes. Seuls les embryons mûrs, entourés de leurs coques bien formées, peuvent évoluer, ils ne les perdent que dans le tube digestif de leur hôte intermédiaire.

GRASSI et ROVELLI qui, pour leurs recherches sur le cysticercoïde de *C. infundibulum*, ont disséqué de nombreuses mouches domestiques, n'ont pas signalé chez elles la larve de *D. cesticillus*, cependant fréquent dans les localités où ils opéraient.

Dans deux expériences, en mettant en contact 28 *Musca domestica* L. et quelques *Muscina stabulans* Meq. avec une purée d'œufs de *D. cesticillus*, mêlés à de la poudre de carmin, je n'ai jamais observé de passage dans l'intestin des Insectes. Cependant ces derniers, élevés en captivité, à jeun depuis leur éclosion s'étaient abondamment gorgés du repas mis à leur disposition et avaient le tube digestif entièrement rouge, montrant les particules de carmin absorbé.

Voici, d'autre part, le protocole d'une expérience qui aurait besoin d'être reprise pour en tirer des conclusions définitives. 6 poulets, âgés de 11 à 15 jours, achetés à Paris et probablement éclos en couveuse artificielle, sont placés, le 24 juillet 1916, dans un local dépendant des greniers de la Faculté de Médecine, loin par conséquent des hôtes intermédiaires pouvant habiter la campagne. Le local en question n'a pas contenu de poules depuis plus de trois ans. Les animaux en expérience sont enfermés dans une cage qui n'a jamais contenu que des singes. Elle est surélevée de 20 centimètres au-dessus du sol carrelé. Au bout d'un mois, un poulet sacrifié montre dans son intestin

des *D. cesticillus* bien développés, dont les anneaux mûrs sont absorbés par les 5 survivants. Six jours après, autopsie de tous les Oiseaux ; 4 sont indemnes, le cinquième présente de jeunes *D. cesticillus* ayant respectivement 41 millimètres, 29 millimètres, 11 mill. 5 de longueur. Le cou et les premiers anneaux sont formés et les organes génitaux déjà ébauchés.

Je ne veux pas conclure de cette seule expérience que *D. cesticillus* a un développement direct comme *Hymenolepis fraterna* ; en tout cas, les Poulets s'infestent très jeunes et l'hôte intermédiaire, s'il y en a un, doit être très commun.

J'ai essayé, sans succès, d'infester divers animaux avec les œufs du Cestode. En voici l'énumération : 82 larves de *Musca domestica* L., 3 larves d'*Homalomyia canicularis* Meigen, 11 larves de *Muscina stabulans* Meq., 6 *Tenebrio molitor* L. adultes, 41 *Geotrupes sylvaticus* Panz., 7 *Limax agrestis* L., 13 *Helix aspera* Müller, quelques *Succinea* (sp. ?). L'expérience avec les larves de *Musca domestica* a été faite à Paris et en Macédoine, les autres à Paris exclusivement.

III. — *Davainea proglottina* (DAVAINE, 1860)

Cette espèce est actuellement plus rare que les précédentes chez les Poules provenant du Loiret ; cependant A. RAILLIET et A. LUCET (1892) l'avaient observée en grande quantité dans cette même contrée, où elle provoquait de graves épizooties dans les basses-cours. Sa fréquence a donc diminué depuis cette époque, au moins dans la région précitée. GRASSI et ROVELLI ont étudié le cysticercoïde qui évolue chez diverses Limaces : *Limax cinereus* Lister, *Limax agrestis* Linné, *Limax variegatus* Draparnaud. Ils ont complètement suivi le cycle évolutif en infestant les hôtes intermédiaires et définitifs. Toutefois ayant remarqué que dans certaines localités de Lombardie, aux environs de Rovellasca, le Cestode est très commun alors que les Limaces au contraire sont rares, ils ont pensé qu'il pouvait y avoir développement direct, comme pour l'*Hymenolepis* de rats. RAILLIET et LUCET (1892) ont essayé sans succès de vérifier cette hypothèse sur deux poules, qui, après absorption d'œufs de *D. proglottina* sont restés indemnes. Ils pensent que

d'autres Mollusques que les Limaces peuvent héberger le cysticercoïde. J'ai tenté d'infester 7 *Limax agrestis* L., récoltées aux environs de Paris ; elles ont ingéré à deux reprises des feuilles de salade à la surface desquelles étaient étalés de nombreux *D. proglottina*. Leur autopsie n'a donné aucun résultat.

IV. — *Hymenolepis carioca* (Magalhães, 1908)

Cette espèce, à peine mentionnée dans les ouvrages classiques, paraît cependant une des plus fréquentes en France. C'est le Cestode le plus commun chez les poules du Loiret, je l'ai également trouvé chez d'autres volailles vendues aux Halles centrales de Paris, de provenance inconnue. C'est probablement ce Ver que DUJARDIN a décrit (1845) sous le nom de *Tania exilis*, il n'a pu voir la tête qui reste en effet, souvent enfoncée dans la muqueuse intestinale, vu l'extrême fragilité du cou qui se rompt. ARLOING (1875) a cru retrouver cette espèce. STILES (1896), l'appelle *Tania* sp. Conard ; KOWALEVSKI, en 1902, *Tania Conardi* Zurn, 1898. D'autre part, MAGALHAES l'avait décrite (1898) comme *Davainea carioca* n. sp. Enfin RANSOM (1902) met au point cette question, donne une bonne étude du Ver qu'il classe dans le genre *Hymenolepis*. On admet que la première description exacte est celle de MAGALHAES, le Cestode s'appellera donc *Hymenolepis carioca* (Magalhães, 1898). C'est grâce au travail de RANSOM que j'ai pu déterminer mes échantillons.

Hymenolepis carioca devait donc exister dans notre pays en 1845, il est probable que c'est lui que DUJARDIN a vu, mais il était sans doute rare, car il est signalé d'une façon incidente. Dans le traité de A. RAILLIET (1895), il est donné comme rare et mal connu, confondu avec le Cestode d'ARLOING, sous le nom de *T. exilis*. L'auteur pense cependant que ce doit être un *Davainea*. D'autre part, les Helminthologistes de cette époque ne paraissent pas l'avoir récolté ; il n'existe pas dans les collections du professeur R. BLANCHARD ni dans celles de P. MÉGNIN. De tous ces faits, je conclus que sa fréquence a dû augmenter depuis peu dans notre pays. Peut-être est-ce une importation d'Amérique, puisque c'est là qu'il a été le mieux étudié et qu'il est assez

commun. Il a été signalé en Pologne, d'après NEVEU-LEMAIRE (1911). Je ne l'ai jamais vu en Macédoine.

Les vers siègent dans la première partie de l'intestin grêle, un peu après l'anse duodénale ; leur lieu d'élection est bien précis et, sur quelques centimètres, on les voit souvent très nombreux. Cette particularité qui les fait ressembler à *Hymenolepis fraterna* du Rat m'avait fait penser que leur développement pouvait être direct comme pour celui-ci. Jusqu'à présent je n'ai pu me procurer que deux poulets qui, après absorption d'œufs d'*H. carioca*, sont restés indemnes.

La Mouche domestique peut aspirer les œufs d'*H. carioca*, dont les dimensions sont de 40 à 45 μ sur 23 à 30 μ d'après mes mensurations. Après un repas infestant, on trouve, en effet, dans son intestin, des embryons libres ou seulement débarrassés de leur coque externe. Toutefois l'évolution ne se continue pas. J'ai également tenté d'infester 11 larves de *Musca domestica* L., 8 *Muscina stabulans* Mcq., 6 *Tenebrio molitor* L. adultes, 23 *Geotrupes sylvaticus* Panz., 5 *Limax agrestis* L., divers Mollusques terrestres du groupe *Helix* et 37 petits Crustacés d'espèces diverses.

V. — *Davainea Bothrioplites* (PIANA, 1881)

Dans le tableau récapitulatif du chapitre premier, j'ai indiqué *Helix carthusianella* et *Helix maculosa* comme hôtes intermédiaires de *Davaineae echinobothrida* et *D. tetragona*. Voici ce qu'il en est.

PIANA (1880-1881) a trouvé un cysticercoïde dans deux Mollusques Gastéropodes dont nous parlerons plus loin. Il l'a identifié avec la forme adulte d'un Ténia de Poule qu'il a décrit sous le nom de *T. bothrioplites*.

L'orthographe du mémoire original est « *botrioplitis* » ce qui ne peut être qu'une faute de forme, ce nom ayant pour but, dit l'auteur, de rappeler le caractère des ventouses armées : *εόθηρον*, ventouse ; *όπλίτης* armé. GRASSI et ROVELLI, STILES, RAILLIET écrivent *bothrioplites*. *Bothrioplitis* serait également correct en prenant comme racine du mot ; *όπλίτης*, forme féminine s'accordant

avec *Tænia*. On devrait même écrire *hoplites* et *hoplitis*, vu l'accentuation de l'ô grec.

Ce Cestode qui doit rentrer dans le genre *Davainea* R. BLANCHARD et RAILLIET, 1891 a été identifié avec deux espèces voisines : *Davainea echinobothrida* (Méglin, 1881) et *Davainea tetragona* (Molin, 1858), qui elles-mêmes ont été confondues l'une avec l'autre.

R. BLANCHARD (1891) assimile *D. bothrioplites* à *D. tetragona* ; de même A. RAILLIET (1895), qui décrit séparément *D. echinobothrida* et se demande si elle ne serait pas identique à *Davainea cesticillus* (Molin, 1858). Actuellement ces deux dernières sont bien distinctes l'une de l'autre. STILES (1896) confond aussi *D. bothrioplites* et *D. tetragona*, mais, dans sa conclusion, admet que *D. bothrioplites*, *D. tetragona* et *D. echinobothrida* pourraient bien ne désigner qu'un seul Ver.

RANSOM (1904), reprenant cette étude, montre les différences entre *D. tetragona* et *D. echinobothrida*, basées sur la structure des crochets et des organes génitaux. Quant à *D. bothrioplites*, il la réunit à *D. echinobothrida* et la fait tomber en synonymie.

MAGALHAES (1898) mentionne une variété provisoire *Davainea paraechinobothrida* de l'espèce de Méglin, qui est essentiellement caractérisée par l'unilatéralité des pores.

GUTBERLET, dans l'état de Nébraska, signale *D. echinobothrida* et *D. tetragona*. Pour le premier, dit-il, les pores sont irrégulièrement alternes ou quelquefois unilatéraux.

Tout récemment, MAGALHAES (1918) après avoir examiné de nombreux Cestodes de Poules, affirme la validité de *Davainea bothrioplites* (Piana, 1881), distincte de *Davainea echinobothrida* (Méglin, 1881) et de *Davainea tetragona* (Molin, 1858).

En Macédoine, à côté de *Davainea tetragona* (Molin) qui est l'espèce la plus commune, j'ai récolté celle dont il est question ici. Je l'avais déterminée comme *D. echinobothrida* var. *paraechinobothrida* Magalhães, 1898 et comptais achever la description incomplète de l'auteur brésilien ; mais après avoir lu son dernier travail, je pense, comme lui, qu'on peut reprendre *D. bothrioplites* Piana, et range mes échantillons sous cette rubrique.

D. bothrioplites se différencie de *D. tetragona* par de nombreux caractères dont je n'indique que les plus saillants, pouvant permettre une diagnose rapide :

Le diamètre de la tête est généralement plus petit chez *D. tetragona* ; il mesure 315μ au maximum, 235μ au minimum et 315μ en moyenne. Chez *D. bothrioplites*, on trouve 465μ au maximum, 235μ au minimum, 275μ en moyenne. Ces dimensions sont prises sur des têtes à l'intérieur desquelles le rostre est rétracté.

Les crochets du rostre sont du même type chez les deux Vers. La lame de forme recourbée et le manche réduit à un moignon ne peuvent guère être mesurés, seule la garde, très développée, est susceptible de fournir des caractères de comparaison. Sa longueur est en moyenne de 12μ pour *D. bothrioplites*, de 4μ pour *D. tetragona*.

Les ventouses sont arrondies chez *D. bothrioplites*, ovalaires chez *D. tetragona*, en examinant des Vers morts en bonne extension.

Les crochets des ventouses ont la garde moins longue et la lame plus droite que ceux du rostre, le manche est également représenté par une simple expansion. Les plus grands ont, chez *D. bothrioplites*, 10μ de longueur totale, la garde a 6 à 7μ . Pour *D. tetragona*, les mêmes mensurations donnent 7μ de longueur totale, 4μ comme longueur de la garde.

Je rappelle que la terminologie des crochets a été expliquée au chapitre premier (p. 31).

A défaut de tête, les organes génitaux peuvent à la rigueur servir à la différenciation. Leur type est le même, mais on observe les variations suivantes.

Le pore génital, chez *D. bothrioplites*, se trouve à la partie postérieure du bord latéral de l'anneau (je considère pour chaque anneau deux bords latéraux, un antérieur, situé du côté de la tête et un postérieur). La poche du cirre et le canal vaginal sont obliques et partent de la partie antéro-médiane de l'anneau.

Chez *D. tetragona*, le pore génital est dans la portion antérieure du bord latéral ; la poche du cirre et le canal vaginal sont droits et parallèles au bord antérieur de l'anneau.

Ces différences suffisent largement pour séparer *D. tetragona* de *D. bothrioplites* ; quant aux caractères distinctifs entre *D. echinobothrida* et le Cestode de Piana, ils sont un peu plus difficiles à apprécier, mais non moins réels. MAGALHAES les a

observés et figurés dans son travail ; pour moi, je n'ai récolté en Macédoine que *D. bothrioplites*, mais j'ai pu consulter les collections de MÉGNIN, auteur de *D. echinobothrida* au laboratoire de Parasitologie. Il existe, se rapportant à ce Ténia, trois préparations microscopiques utilisables. Deux contiennent une tête avec les premiers anneaux (environ 8 millimètres), le troisième montre plusieurs fragments du Ver.

Voici comment MAGALHAES différencie les Cestodes en question.

D. echinobothrida a une tête beaucoup plus volumineuse, cuboïde, aussi large ou presque aussi large que la partie qui lui fait suite. *D. bothrioplites* a la tête arrondie, piriforme, se détachant du cou plus étroit qu'elle, ce qui la fait ressembler à l'extrémité d'une baguette de tambour.

D. echinobothrida n'a pas de cou : un simple sillon sépare la tête des premiers anneaux. *D. bothrioplites* a un cou bien marqué, présentant, à l'état frais, des corpuscules calcaires disséminés.

Mes échantillons de *D. bothrioplites* montrent bien l'aspect décrit par MAGALHAES : le cou est nettement caractérisé, les premières traces de segmentation n'apparaissent que 4 millimètres environ au-dessous de la base de la tête. Les Cestodes de MÉGNIN montrent le scolex enfoncé dans le corps, sans indice de cou.

Les ventouses sont fort différentes. Chez *D. bothrioplites*, circulaires ou à peine ovalaires, dit MAGALHAES, à crochets caducs ; chez *D. echinobothrida*, très saillantes, à crochets solidement fixés, plus apparentes, gardant la trace d'implantation des crochets, après disparition de ceux-ci.

Le diamètre des ventouses chez mes *D. bothrioplites*, en prenant comme circonférence la rangée la plus externe de crochets, est de 145 μ au maximum, 112 μ au minimum, généralement compris entre 135 et 145 μ ; la moyenne, calculée sur un grand nombre d'échantillons, donne 137 μ . 71. Dans les préparations de MÉGNIN, je trouve 133 μ pour *D. echinobothrida*, mais ces organes sont entourés d'un gros bourrelet musculaire qui semble les maintenir en protraction : elles paraissent ainsi énormes, masquant le reste de la tête. De là leur aspect si particulier dans les diverses figures où on les représente.

Le rostre, d'après l'auteur brésilien, est parfois saillante chez *D. bothrioplites*, on l'aperçoit par transparence lorsqu'il est rétracté; chez *D. echinobothrida*, il se trouve au fond d'un infundibulum excavé.

C'est également ce que j'ai observé. Le rostre de *D. bothrioplites* a la forme d'un dôme autour duquel se trouve implantée la couronne de crochets. Chez *D. echinobothrida*, il est aplati au-dessus de cette couronne, les parois de l'infundibulum dans lequel il se rétracte sont nettement indiquées.

Pour tous ces caractères tirés des parties molles du scolex, je fais remarquer que mes *D. bothrioplites* ont été fixés après être morts en bonne extension; j'ignore s'il en a été de même pour les *D. echinobothrida* de MÉGNIN, les têtes paraissent assez contractées, en tout cas les rostres sont fortement rétractés.

J'ai en vain cherché des caractères de diagnose dans les crochets du rostre et des ventouses: ils sont identiques chez les deux Vers. Toutefois, avec MAGALHAES, je trouve que les plus grands crochets des ventouses sont situés dans la circonférence externe, et non interne comme le dit MÉGNIN, aussi bien sur les préparations de cet auteur que sur les miennes.

D. bothrioplites, semi-transparent, ne devient épais que dans la dernière partie de la chaîne adulte: *D. echinobothrida* est opaque dès le début de ses premiers anneaux.

Enfin le caractère le plus important est tiré de la situation des pores génitaux. MÉGNIN les dit irrégulièrement alternes chez *D. echinobothrida*. Je n'ai pu voir qu'une seule préparation d'anneaux contenant des fragments de chaîne sans tête: elle est intitulée: *Tænia echinobothrida simplex* et provient, non d'une Poule, mais d'un Goura (*sp* ?) du Muséum d'Histoire naturelle. Les pores y sont très nettement unilatéraux, de plus le cirre, volumineux, débouche à la partie antérieure de l'anneau, la poche du cirre et les conduits génitaux sont droits et parallèles au bord antérieur, le reste des organes sexuels n'est plus visible. Il ne s'agit donc ni de *D. echinobothrida*, ni de *D. bothrioplites*, peut être MÉGNIN avait-il voulu marquer ces différences en créant la variété *simplex*.

Chez *D. bothrioplites*, les pores sont unilatéraux. Ce caractère, noté par PIANA, avait été revu en 1898 par MAGALHAES qui avait basé dessus sa variété provisoire *paraechhinobothrida*. Dans

tous mes échantillons, j'ai constamment observé l'unilatéralité des pores génitaux ; ils peuvent changer de sens une ou deux fois dans toute la chaîne ; dans un cas, ce changement paraissait dû à une anomalie de l'anneau précédent.

La longueur du Ver, d'après mes échantillons, est de 160 à 170 millimètres ; les anneaux sont plus larges que longs ; le bord postérieur, creux, dépasse le bord antérieur de l'anneau suivant à partir de l'endroit où les organes génitaux sont formés. Il siège surtout dans la dernière portion de l'intestin, souvent associé à *D. tetragona* et parfois à *C. infundibulum*. Je n'ai jamais observé, dans l'intestin de la Poule, les nodules pseudo-tuberculeux contenant le jeune Cestode, décrits par PIANA (176), MOORE (130) et revus par GUTBERLET et par MAGALHAES.

En résumé, *Davainea bothrioplites* (Piana, (1881), est une bonne espèce, distincte de *Davainea tetragona* (Molin, 1838) et de *Davainea echinobothrida* (Méglin, 1881).

C'est donc à elle que doit se rapporter le cysticercoïde décrit par PIANA chez deux Mollusques, en admettant que l'identification de l'auteur italien soit exacte. Ces Mollusques sont nommés par lui « *Helix carthusianella* » et « *Helix maculosa* ». Je transcris ces déterminations incomplètes telles qu'elles se trouvent dans le mémoire original. Leur véritable identité m'a été fournie par M. DAUTZENBERG qui a bien voulu, en outre, déterminer les échantillons ci-dessous mentionnés. Je lui adresse mes respectueux remerciements.

Helix carthusianella Draparnaud est à peine une variété de *Helix carthusiana* Müller ; quant à *Helix maculosa* Ziegler, c'est une des nombreuses formes de *Helix variabilis* Draparnaud. Le premier se trouve dans toute l'Europe, le second est plutôt méditerranéen mais a également une zone de répartition assez large.

En Macédoine, des recherches aux environs de l'endroit où étaient élevées les Poules parasitées m'ont permis de récolter :

Helix carthusiana Müller.

Helix vestalis Parrijas.

Helix calographa Westerland.

La première de ces espèces est une de celles incriminées par PIANA, ce qui contribue à rendre vraisemblable son hypothèse.

Cependant, GRASSI et ROVELLI (83) ont cherché en vain les deux Mollusques en question dans des localités où les Poules hébergeaient le Cestode de PIANA ; de plus ils ont sans succès, essayé de faire développer le cysticercoïde chez des Gastéropodes voisins.

GUTBERLET a tenté d'infester des *Tenebrio molitor* et des Mouches domestiques avec les œufs de *D. tetragona*, il n'a pu y réussir.

Les circonstances ne m'ont point permis d'expérimenter d'une façon suivie sur ces Vers : j'ai essayé sans succès de faire évoluer les embryons de *D. tetragona* et *D. bothrioplites* chez les *Helix* appartenant probablement aux trois espèces ci-dessus mentionnées, ainsi que chez les larves de *Musca domestica* et de *Tenebrio molitor* (1).

ARTICLE II

Les cysticercoïdes de « *Geotrupes sylvaticus* » Panzer 1795

Les *Geotrupes sylvaticus* dont il va être question ainsi que ceux mentionnés dans les précédentes expériences sont capturés par M. CAUCURTE, membre de la Société Nationale d'Acclimatation de France, dans sa propriété de Samois-sur-Seine. Qu'il me soit permis de remercier ici notre aimable collègue de toute la peine qu'il a prise pour les récolter. Ils proviennent de la forêt de Fontainebleau qui se trouve tout près de là et on les attire en disposant des pièges contenant des déjections fraîches.

(1) Pendant l'impression de ce travail sont parues deux notes d'ACKERT et de GUTBERLET (*Journ. of Parasitology*, septembre 1919). ACKERT a infesté de jeunes poulets avec *H. carioca* en leur faisant absorber des *Stomoxys calcitrans* et GUTBERLET, par la même technique, a transmis *D. tetragona* avec des Mouches domestiques. Dans aucun de ces cas, le cysticercoïde n'a été décrit chez l'hôte intermédiaire.

J'ai déjà dit que j'avais infesté expérimentalement ce Coléoptère avec *Davainea infundibulum*, j'ai trouvé, en outre dans sa cavité générale les parasites suivants.

I. — *Cysticercoïde inerme*

Identifié avec la larve d'*Hymenolepis diminuta*, comme on l'a vu au chapitre IV, on le trouve 2 fois sur 145 individus examinés. Expérimentalement, nous avons dit qu'on pouvait infester *G. sylvaticus* avec ce Cestode du Rat.

II. — *Cysticercoïde armé*

Déjà signalé et décrit incomplètement par V. LINSTOW (1897). On le voit à Fontainebleau 15 fois sur 145, soit chez 10 pour 100 des insectes.

Le nombre de kystes contenus dans la cavité générale d'un Géotrupe peut être de deux ou trois à une vingtaine; examinés à la loupe, ils se présentent comme de petites masses sphériques ou ellipsoïdes, parfois avec une courte queue. Le diamètre moyen est de 1 mm. 5. Ils sont translucides, portant à l'un des pôles un point blanc qui est le scolex. L'étude en a été faite à l'état frais, après coloration en masse par le carmin chlorhydrique et en coupes sériees colorées par la méthode de CURTIS et de MANN. Pour ces dernières, surtout pour celle de MANN qui donne parfois des résultats inconstants, j'ai coloré comme témoins des cysticercoïdes d'*Hymenolepis diminuta*, dont la structure nous est connue (cf. Ch. IV); ils ont été mélangés à ceux à étudier dans le bain d'inclusion. Les deux cystiques ont été ainsi étalés sur les mêmes lames et colorés ensemble.

Pour nous rendre compte de la structure assez compliquée de notre cysticercoïde, comparons-le à celui d'*H. diminuta*. Supposons avoir à faire à un kyste parfaitement développé avec sa structure intégrale, ce qui est d'ailleurs assez rare. (Prière de se reporter aux figures de la planche VI pour comparaison).

Les Kystes sont donc ellipsoïdes; le scolex est invaginé au

pôle oral, le pôle caudal peut porter une courte queue à peine longue comme la moitié du corps.

La paroi externe se compose de :

A. — Une cuticule, comme chez *H. diminuta* ;

B. — Une membrane basale comme chez *H. diminuta* ;

C. — Une couche cellulaire, mal délimitée et moins différenciée que chez *H. diminuta*. Elle a gardé le caractère embryonnaire et s'est disposée assez régulièrement à la périphérie du Kyste ;

D. — Une couche de tissu fibreux qui, a pris ici un énorme développement et remplit presque tout le kyste. Au lieu d'être représentée par des travées lâches comme chez ce dernier, elle s'est condensée en une substance fondamentale dans laquelle sont englobées quelques formes cellulaires ; on observe toutes les transitions entre cette structure typique et celle du mésenchyme périphérique d'où elle émane. La méthode de MANN ne colore pas uniformément cette substance, elle lui communique toute une gamme de nuances depuis le violet mauve du mésenchyme jusqu'au bleu du collagène.

Pour le reste de la description, nous pouvons nous reporter au cysticercoïde d'*H. diminuta*, on trouve ici encore :

E. — La lame élastique ;

F. — La lacune ;

G. — La paroi interne mal délimitée avec la lacune ;

H. — La cavité, presque entièrement remplie par le scolex ;

I. — Le scolex, que nous allons étudier plus loin.

Ces dernières formations ne sont guère plus considérables que chez *H. diminuta*. La circonférence ayant comme limites la lame élastique (E) possède à peu près 150 μ de diamètre. le scolex proprement dit, 80 à 100 μ . Ce sont donc les premières formations, notamment la couche de substance fondamentale qui rendent le cysticercoïde aussi volumineux ; nous avons dit que le diamètre de son grand axe était de 1 mm. 5.

Les crochets de l'hexacanthé sont épars à la surface du kyste. Il est rare de les retrouver tous. Leur longueur est de 11 μ .

Tel est le cysticercoïde supposé complet ; mais la plupart du temps, sur les formes mûres, on n'observe pas cette structure typique. La paroi externe est plus ou moins dégénérée et une

évagination partielle a eu lieu. La cuticule et les couches sous-jacentes ont glissé le long de la lame élastique (E) toujours rigide. Finalement le corps proprement dit ne se compose plus que du scolex avec sa paroi interne, sa lacune, sa lame élastique représentant la paroi externe ; à celle-ci est rattachée par un pédicule central le reste des premières formations qui, à un examen superficiel peut en imposer pour une véritable queue. C'est l'erreur qui a été commise par V. LINSTOW qui a dessiné un cysticercoïde dans cette situation. On observe toutes les transitions entre cette forme et celle que j'ai prise comme type de description.

Voyons maintenant le scolex. Les ventouses ont 50 μ de diamètre. Le rostre, comme chez toutes les espèces armées, est bien développé et invaginé au sommet de la tête. Il est garni d'une simple couronne de crochets, au nombre de 25 généralement, qui ont à peu près la même forme que ceux d'*H. nana* et *fraterna* (cf. fig. 3). En prenant les mensurations comme je l'ai indiqué au chapitre V à propos de ces Cestodes (cf. p. 126 et fig. 3, p. 128), nous trouvons :

Extrémité du manche à celle de la lame : $bc = 24 \mu$.

Extrémité de la garde à celle de la lame : $ac = 5 \mu$.

Extrémité de la garde à celle du manche : $ah = 21 \mu$.

Ce crochet diffère un peu de celui d'*H. nana* en ce que la lame est plus acérée.

On voit des groupes de corpuscules calcaires répartis un peu partout, notamment à la partie supérieure.

Le système aquifère, difficile à voir, paraît de même type que celui d'*H. diminuta* (cf. fig. 2). J'ai aperçu quatre branches divergentes, anatomosées par un anneau, se réunissant deux à deux et montant dans le rostre.

Quant au système nerveux, il m'a complètement échappé jusqu'à présent.

Ce cysticercoïde est évidemment celui de V. LINSTOW (1897), trouvé chez le même Coléoptère. Reste à savoir à quelle forme adulte le rattacher. L'auteur allemand en fait la forme larvaire d'*Hymenolepis furcata* (Stieda, 1862) trouvé chez *Crocidura russula* (Hermann). Morphologiquement cette hypothèse est plausible, et j'étais arrivé à la même conclusion avant d'avoir lu le travail de V. LINSTOW. Les caractères du scolex et des cro-

chets correspondent parfaitement. Biologiquement, le nombre de géotrupes parasités, soit 10 pour 100, paraît bien élevé par rapport à celui des Cestodes adultes. STIEDA dit que le Ténia est assez rare chez les Musaraignes en Allemagne. Je n'ai pu disséquer jusqu'à présent que quelques Insectivores appartenant à l'espèce en question qui est donnée comme la plus commune en France par TROUESSART. J'ai trouvé une fois *Hymenolepis uncinata* (Stieda, 1862). Donc, ici encore, il sera nécessaire d'employer la méthode expérimentale pour élucider définitivement le cycle évolutif du Ver.

J'ai essayé d'obtenir une infestation chez le Rat blanc en lui faisant avaler des kystes, il est resté indemne.

De même, deux poulets ayant consommé une centaine de géotrupes dont plusieurs étaient certainement parasités ne se sont pas infestés. Deux canards ont également absorbé une grande quantité d'insectes. L'expérience a encore échoué pour le cysticercoïde étudié, mais l'un des deux a contracté un autre cestode que nous allons étudier.

III. — *Cysticercoïde d'Hymenolepis serpentulus* (Schränk, 1788)

Dans l'intestin d'un des canards mentionnés ci-dessus, sacrifié 7 jours après avoir ingéré une centaine de *Geotrupes sylvaticus*, on trouve un très jeune cestode dont le développement correspond à la date d'infestation. Bien entendu, le palmipède a été nourri avec des pâtées spéciales et isolé pendant toute la durée de l'expérimentation.

Le Ver obtenu expérimentalement a une longueur de 2 mm. 5, sa plus grande largeur est de 0 mm. 5. Le scolex, de 270 μ de largeur en extension moyenne, est régulièrement arrondi lorsque le rostre est rétracté à son intérieur. Il possède quatre ventouses de 95 à 105 μ de diamètre et le rostre est garni d'une couronne de crochets au nombre de dix, ayant 23 μ de long, sur la forme desquels nous reviendrons. Le cou est bien marqué. Une cinquantaine d'anneaux sont développés ; à partir du 18^e environ, se voient les ébauches des glandes génitales sous forme d'une tache médiane, puis, plus loin, celle des

canaux qui laisse déjà deviner que les pores sont unilatéraux.

Ces caractères ne s'appliquent guère aux cestodes communs du Canard, par contre, ils coïncident parfaitement avec ceux d'un cysticercoïde décrit par V. LINSTOW (1893) chez *G. sylvaticus* capturé dans la forêt de Göttingue.

Il est rapporté par cet auteur à *H. serpentulus*. J'arrive à la même conclusion ; la forme des crochets est semblable, s'éloignant du type *Hymenolepis nana* parce qu'elle est plus globuleuse. La longueur totale, de l'extrémité du manche à celle de la lame, est de 23 μ .

Hymenolepis serpentulus est un Cestode commun ; V. LINSTOW l'a trouvé chez divers oiseaux capturés dans la région où il a découvert les géotrupes parasités. On sait que l'histoire de ce Ver est très embrouillée. De nombreux exemplaires rencontrés chez des hôtes différents ont été décrits séparément et doivent tomber en synonymie avec l'espèce de SCHRANK. On trouvera cette question résumée dans le travail de FUHRMANN (1908, p. 79). Ce que nous devons en retenir, c'est qu'*H. serpentulus* est un parasite ubiquiste qui peut être hébergé par de nombreux Oiseaux appartenant au groupe des Corbeaux, Corneilles, Geais, Pies, Pics, Loriots. Il n'est donc pas étonnant qu'il se soit développé expérimentalement chez le Canard.

En somme *Geotrupes sylvaticus* montre, dans la région de Fontainebleau, les deux cysticercoïdes décrits par V. LINSTOW : l'un, rattaché à *Hymenolepis furcata* Stieda, fréquent ; l'autre, se rapportant à *Hymenolepis serpentulus* Schrank, rare. Il peut en outre être porteur d'un cysticercoïde inermie que je rattache à *Hymenolepis diminuta* RUDOLPHI, lequel évolue expérimentalement chez lui. De même on peut l'infester avec le cysticercoïde de *Choanotænia infundibulum* (Göze) et peut-être avec un autre dont nous parlerons à propos des Anoplocéphalidés.

Notons en passant que l'espèce voisine *Geotrupes stercorarius* (L., 1758), héberge également un cystique, d'après LEUCKART. Cet auteur mentionne simplement qu'il s'agit d'une espèce armée (1873).

ARTICLE III

Cysticercoïde de « *Tarentola mauritanica* » (Linné)

MARCHI, dans les parois intestinales de *Tarentola mauritanica* (L.) a décrit un cystique à quatre rangées de crochets d'inégale grandeur (1872). Ultérieurement, il a essayé d'infester avec cette larve un vautour fauve et un chat, l'expérience a été négative ; mais chez *Strix noctua* (Boie), sacrifié quelques jours après ingestion des cystiques, il a observé de jeunes Ténias (1878), V. DIAMARE suppose qu'il s'agit d'une larve de *Dipylidium* (1894).

Ce parasite paraît assez commun en Algérie. Le professeur E. BRUMPT a bien voulu me communiquer un dessin inédit représentant un cystique trouvé par lui chez *T. mauritanica* aux environs d'Oran ; il s'agit très probablement de notre espèce.

Grâce au docteur PARROT, médecin de colonisation en Algérie, que je remercie vivement de son obligeance, j'ai pu me procurer le Ver en question. D'après les renseignements que me fournit notre collègue, il siège sur la première portion de l'intestin, plus rarement sur le bord libre et la face postéro-inférieure du foie, la région hilare du poumon et le tractus urogénital. Dans la région de Mac-Mahon, El Kantara (département de Constantine), 20 pour 100 des Geckos sont parasités en saison chaude. A l'état frais, on observe des mouvements du scolex.

Le kyste conservé dans l'alcool a une forme sphérique, son diamètre moyen est de 1 millimètre, souvent plus grand dans les kystes à plusieurs parasites. Il est entouré d'une membrane adventice à l'intérieur de laquelle se trouve le cysticercoïde proprement dit.

Ce dernier a comme dimensions :

Scolex : 225 μ sur 350, assez aplati.

Corps : 375 μ .

soit comme longueur totale : 600 μ .

C'est un cysticercoïde du type *Dipylidium*. La tête est évaginée et suivie d'un cou qui se renfle à la base, en forme de gourde. Je n'ai pas observé de tête invaginée.

Il existe quatre couronnes de crochets qui vont en décroissant du sommet à la base du rostre. Ils sont disposés non en ligne droite verticale, mais alternent : la troisième rangée est sous la première, la quatrième sous la seconde. En supposant le rostre fendu longitudinalement et étalé, ils apparaîtraient disposés en quinconce. Leur nombre est donc sensiblement égal pour les quatre couronnes qui en possèdent chacune une vingtaine, soit quatre-vingt en tout.

Ils ont la forme en aiguillon de rosier des *Dipylidium* ; en adoptant le mode de mensuration indiqué par HENRY pour les crochets de Cestodes (1913), nous obtenons (cf. p. 31).

	Longueur totale	Longueur de la lame	Longueur du manche
Rangée 1. . .	65	28	37
Rangée 2. . .	38	19	19
Rangée 3. . .	18	8	10
Rangée 4. . .	13	8	5

Ces longueurs sont exprimées en μ .

Le rostre est plus ou moins invaginé dans la tête, dans la plupart des cas à demi-enfoncé seulement : cette disposition est assez difficile à voir et il faut avoir recours aux coupes pour la distinguer.

Il existe quatre ventouses de 96 μ de diamètre en moyenne. On voit quelques corpuscules calcaires dans la tête ; le reste du cystique en est rempli, ils sont vaguement ovalaires, ayant environ 15 μ dans leur plus grand axe.

La structure du kyste est la suivante. Il est entouré d'une épaisse cuticule, puis on trouve une mince rangée de cellules périphériques et du tissu mésenchymateux assez compact, rappelant celui des Cestodes adultes. Dans certains cas, il semble plus lâche vers le milieu, place de la lacune primitive qui a dû être comblée au cours du développement, ainsi que cela a lieu pour *Dipylidium caninum* comme nous le savons. Ce tissu est traversé par des fibres auxquelles la coloration de MANS donne une signification musculaire. A l'extrémité caudale se voit une

très légère invagination, indice probable de l'implantation d'une queue qui a disparu au cours du développement, comme on l'observe pour *D. caninum*.

Enfin il n'est pas rare de rencontrer deux ou plusieurs cystiques entourés par une seule membrane adventice et semblant ne former qu'un seul kyste. Parfois aussi, la larve est dégénérée dans son enveloppe.

Ce cysticercoïde se rapporte certainement, comme le croit DIAMARE, à un *Dipylidium*. La simplicité de sa structure rappelle la larve de *Dipylidium caninum*, si bien décrite par GRASSI et ROVELLI. D'après la classification de ces auteurs, étudiée aux chapitres I et IV (pp. 23 et 113) nous le rangerons dans le groupe des cystiques à invagination simple, non suivie de la formation d'un involucre.

Il est à rapprocher des deux cysticercoïdes trouvés chez la couleuvre : *Zamenis viridiflavus* Wagl. qui sont considérés comme des larves de *Dipylidium* (cf. le tableau de la p. 33). Différent de *Cysticercus rostratus* Mingazzini, 1893, qui a douze à seize rangées de crochets au rostre, il ressemble beaucoup à *Cysticercus acanthotetra* Parona, 1887 qui n'en possède que quatre. Je me demande même s'il ne s'agit pas d'une seule espèce pouvant évoluer chez les deux reptiles.

C. acanthotetra a été rapporté par Diamare à *Dipylidium Trinchesei* Diamare, 1892, trouvé chez le Chat à Naples et à Alexandrie, mais cet auteur fait remarquer que les Chats n'étant pas ophiophages ne peuvent être que des hôtes définitifs accidentels du Ver. Par contre, d'après les renseignements que me fournit le docteur PARROT, ils sont très friands de *T. mauritanica*. Il serait donc possible que ce Saurien fût l'hôte intermédiaire habituel de *D. Trinchesei* qui aurait normalement sa forme adulte chez le Chat. Contre cette hypothèse, nous avons l'expérience de MARCHI rapportée plus haut : le Chat et le Vautour fauve sont restés réfractaires à l'infestation par notre parasite qui s'est développé chez *Strix noctua*.

Mme M. PHISALIX et M. G.-A. BOULENGER qui ont bien voulu s'intéresser à cette question m'apprennent que *T. mauritanica* est souvent dévorée par des serpents, notamment par *Coronella girondica* Dum. et Bib. et par des rapaces nocturnes. M. le Docteur SERGENT et M. le Professeur SEURAT incriminent aussi les

rapaces nocturnes ainsi que le Chacal et le Rat. On ne connaît pas de *Dipylidium* chez *Strix noctua*. Les seuls Cestodes de ce genre signalés chez les Oiseaux sont : *D. avicola* Fuhrmann, 1906, trouvé chez un Vautour de l'Afrique du Sud : *Gyps Gobbi* (Daud.) et *D. columbae* Fuhrmann, 1908, décrit d'après un échantillon très abîmé, provenant d'un pigeon égyptien (*sp. ?*).

Somme toute, cette question est à reprendre par l'expérimentation, probablement assez facile, puisqu'il s'agit d'infester un hôte définitif et que MARCHI nous a tracé la voie.

ARTICLE IV

Expériences sur des Anoplocéphales

Après tant d'autres helminthologistes, j'ai essayé d'étudier les cycles évolutifs d'Anoplocéphales, en prenant comme matériel : *Anoplocephala perfoliata* (Goeze, 1782) du Cheval et *Moniezia expansa* (Rudolphi, 1810) du Mouton. L'un et l'autre m'ont été fournis par nos collègues, vétérinaires inspecteurs aux abattoirs, notamment M. CAUCHEMEZ ; je leur exprime tous mes remerciements.

Les anneaux mûrs ont été mis en contact avec toute une série d'Invertébrés. Je me suis surtout attaché aux Insectes coprophages, tels *Geotrupes sylvaticus* Panzer, *Onthophagus vacca* L., *Aphodius fimetarius* L., *Aphodius granarius* L., Silphes, Staphylins, etc. J'ai également utilisé des Mollusques appartenant au groupe *Helix*, *Succinea*, Limaces diverses.

Avec *Anoplocephala perfoliata*, je n'ai rien obtenu. Avec *Moniezia expansa*, j'ai peut-être eu un résultat positif dans les conditions suivantes.

Sur 83 *Geotrupes sylvaticus*, répartis en quatre expériences, faites en mai et juin, l'un a montré, au 11^e jour après l'infestation, soit le 21 mai, une vingtaine de cystiques dont voici les caractères.

Les parasites se trouvent dans la cavité générale. Deux n'ont pas encore achevé leur évolution, les autres sont entièrement

formés. Nous pouvons ainsi observer deux phases du développement.

Au stade qui précède l'invagination, la larve est ovale, sans queue, mesurant 350 μ sur 200. Un sillon transversal la sépare en deux parties inégales, dont la plus grande, postérieure, a 210 μ de longueur, tandis que l'autre, antérieure, a, par conséquent 140 μ . La partie postérieure ne présente aucune trace de queue qui paraît n'avoir jamais existé, même au début du développement comme chez *Dipylidium caninum*. On y trouve, épars, les crochets de l'hexacanthé qui mesurent 12 μ . La partie antérieure porte les ventouses bien développées.

La structure du kyste est la suivante. Il paraît entouré d'une membrane adventice assez mince qui ne se forme peut-être que tardivement. La larve elle-même est composée d'une cuticule, d'une couche mésenchymateuse et d'une lacune qui occupe la partie postérieure et se prolonge dans l'antérieure. Les ventouses sont globuleuses, leur diamètre atteint 60 μ . Le rostre, inerme, n'a pas l'aspect de ceux d'*Hymenolepis* ou de *Dipylidium*. Il n'est pas allongé en extension, ni rétracté dans une invagination secondaire. Il est plutôt aplati, garni des quatre grosses ventouses qui occupent une grande partie de sa surface.

L'invagination se produit, suivant la règle générale par un mécanisme de gastrula embolique. La constitution du cysticercoïde entièrement mûr est extrêmement simple. Il a la forme d'une sphère de 230 μ de diamètre, parfois un peu allongée en ellipsoïde. Nous n'observons pas de paroi interne formée par le tissu en pleine vitalité du jeune Ténia, et qui plus tard donnera le cou en s'accolant à elle-même ; nous avons étudié ce mécanisme à propos d'*Hymenolepis diminuta*. Ici, le scolex s'est simplement enfoncé dans la partie postérieure qui forme les parois interne et externe. Elles sont dégénérées, encombrées de travées mésenchymateuses et ne présentent nullement la différenciation histologique vue chez d'autres types. La lacune (cavité de segmentation d'une gastrula) se voit nettement à la partie postérieure. La cuticule s'est épaissie au pôle caudal.

Telle est la constitution que j'ai pu distinguer sur mes exemplaires. L'un n'était pas encore invaginé, un autre l'était incomplètement, le reste paraissait prêt à évoluer chez l'hôte définitif. C'est un cysticercoïde de constitution très simple, moins

différencié que tous ceux étudiés jusqu'ici, et qui, dans la classification de GRASSI et ROVELLI, devrait sans doute être placé à la base du rameau phylogénétique, avant le *Dipylidium*. Il faudrait, bien entendu, préciser ces faits en suivant complètement le développement du cysticercoïde.

Reste à savoir si ce type de larve est celui des Anoplocéphales et si le cysticercoïde en question correspond à *Moniezia expansa* (Rudolphi). Je me garderai de l'affirmer, néanmoins quelques arguments peuvent être pris en considération.

Le cysticercoïde ne correspond à aucun de ceux trouvés chez *Geotrupes sylvaticus*. Son rostre et ses ventouses rappellent assez bien ceux de *Moniezia expansa*. Le rapport du diamètre de la tête et des ventouse diffère peu : il est de 2,33 pour le Ténia adulte, de 2,6 pour notre larve, en examinant les scôlex à plat vus par leurs faces supérieures. La taille des ventouses chez le cystique est à peu près le quart de ce qu'elle serait chez l'adulte ; nous avons vu que chez *Hymenolepis diminuta*, cette différence était du tiers. Cependant les crochets de l'hexacante diffèrent un peu : leur longueur est de 10 à 11 μ pour ceux des œufs de *Moniezia expansa*, de 12 μ à 12 μ 5 pour ceux examinés sur les larves.

D'autre part, l'absorption des œufs par les géotrupes datait de 11 jours au moment de l'examen. Ces insectes avaient été capturés 8 jours auparavant et conservés au laboratoire depuis cette époque lorsqu'ils ont été mis en expérience. Je ne pense pas qu'ils aient pu s'infester pendant ce temps, étant nourris artificiellement ; néanmoins il est bon d'envisager la possibilité d'une contamination accidentelle, ayant d'ailleurs eu peu de chances de se produire. En admettant qu'elle n'ait pas eu lieu, les géotrupes étaient donc en captivité depuis 19 jours et n'avaient pu ingérer des œufs qu'antérieurement. Nous avons dit d'autre part que les cysticercoïdes n'étaient pas encore tous entièrement formés. Il semble donc que la date d'infestation expérimentale coïncide ou au moins ne soit pas en contradiction avec l'évolution du cystique.

Quant au fait qu'un seul géotrupe hébergeait des cysticercoïdes, il peut s'expliquer soit parce que ce coléoptère est un hôte intermédiaire accidentel soit parce qu'il existe des conditions saisonnières ou autres pour l'infestation.

Enfin, comme dernière cause d'erreur, on peut admettre que dans le matériel infestant, à côté de *Moniezia expansa*, s'est trouvé un autre Cestode de Mouton, dont quelques œufs se sont mêlés à l'espèce étudiée et ont été avalés par l'insecte. C'est ce qui expliquerait la légère différence entre la taille des crochets de l'hexacanthé chez notre larve et dans les œufs de *M. expansa*.

Quoi qu'il en soit, nous pouvons, en matière de conclusion, formuler deux hypothèses :

1° Le cystique n'a pas été obtenu expérimentalement et l'infestation était spontanée. Il s'agit alors d'un cysticercoïde non signalé encore chez *Geotrupes sylvaticus*, de constitution remarquablement simple. Son rostre inerme en rend l'identification difficile, néanmoins il correspond assez à un Anoplocéphale ;

2° Le cystique a été obtenu expérimentalement : c'est la larve d'un Cestode de Mouton, fort probablement de *Moniezia expansa* (Rud.).

INTERMÉDIAIRE	AUTEUR DE
a	Piana (1880)
.	<i>Ibid.</i>
.	} Friedberger (1878)
.	} Mégnin (1878)
.	Grassi et Rov
a Eisen.	<i>Ibid.</i>
. ?)	Magalhaês (1891)
.	
ady et Norman . . .	} Scott (1890-91)
.	} R. Blanchard
ird	Mrázek (1891-92)
y	Rosseter (1897)
Jurine	} Mrázek (1891-92)
.	} Moniez (1891)
.	Mrázek (1891-92)
.	<i>Ibid.</i>
.	
as Claus	Schmeil in V.
diverses)	
F. Müller)	Creplin in Leu
sch	<i>Ibid.</i>
.	Rosseter (1898)
né	Hamann (1889)
.	Mrázek (1890-91)

NOM DE LA FORME ADULTE	HÔTE DE LA FORME ADULTE	NOM DE LA FORME LARVAIRE	HÔTE INTERMÉDIAIRE	AUTEUR DE LA DESCRIPTION	OBSERVATIONS
<i>Davainea tetragona</i> (Molin, 1858).	Poule.	<i>Monocercus Dav. tetrag.</i>	<i>Helix carthusianella</i> .	Piana (1880).	Voir au chapitre VI les remarques sur ces deux espèces.
<i>Davainea echinobothrida</i> (Méguin, 1881).	Poule, Pigeon, Faisan.		<i>Helix maculosa</i> .	<i>Ibid.</i>	
<i>Davainea Friedbergeri</i> (V. Linstow, 1878).	Faisan, Dindon.		<i>Formica rufa</i> L.	Friedberger (1897).	Friedberger a essayé sans succès la transmission expérimentale.
<i>Choanotenia infundibulum</i> (Bloch, 1779).	Oiseaux de Basse-cour. Fingillidés.		<i>Musca domestica</i> L.	Méguin (1878).	
<i>Amæbotenia spheuoides</i> (Railliet, 1872).	Poule.		<i>Allolobophora fetida</i> Eisen.	Grassi et Rovelli (1892).	Voir le chapitre VI. en Italie.
			<i>Pheritima</i> Kinb. (sp. ?).	<i>Ibid.</i>	
			<i>Diaptomus</i> sp.	Magalhães (1892).	au Brésil.
			<i>Candona rostrata</i> Brady et Norman.	Scott (1890-91).	Le cysticercœide a été trouvé par V. Linstow (1872) dans l'intestin d'une Perche fluviatile ayant sans doute absorbé un Crustacé parasité ; par Rosseter (1897 <i>b</i>) chez <i>Notodromus monachus</i> Lillj. (<i>Cypridae</i>) se trouvant lui-même dans l'intestin d'une Épinoche.
<i>Hymenolepis gracilis</i> (Krabbe, 1869).	Oiseaux aquatiques.	<i>Cercocystis Hym. grac.</i>	<i>Cypris compressa</i> Baird.	R. Blanchard (1891).	
			<i>Cypris cinerea</i> Brady.	Mrázek (1891-1891 <i>a</i>).	
			<i>Cypris ophthalmica</i> Jurine.	Rosseter (1897 <i>b</i>).	
			<i>Cyclops viridis</i> Fisch.	Mrázek (1891-1891 <i>a</i>).	
			<i>Cyclops agilis</i> Koch.	Moniez (1891).	
<i>Hymenolepis fasciata</i> (Rudolphi, 1810).	Ansérinés.	<i>Cercocystis Hym. fasc.</i>	<i>Diaptomus</i> sp.	Mrázek (1891-1891 <i>a</i>).	J. Richard (1892) a trouvé chez <i>Eurytemora laciniolata</i> Fischer un cysticercœide indéterminé qui, d'après R. Blanchard, vivrait habituellement chez <i>Cyclops agilis</i> .
<i>Hymenolepis setigera</i> (Frœlich, 1789).	Cygninés et Ansérinés.	<i>Cercocystis Hym. set.</i>	<i>Cyclops brevicaudatus</i> Claus.	<i>Ibid.</i>	
			<i>Diaptomus</i> (espèces diverses).	Schmeil in V. Linstow (1892).	
<i>Hymenolepis microsoma</i> (Creplin, 1829).	Oiseaux aquatiques.		<i>Limnæa peregra</i> (O. F. Müller).	Creplin in Leuckart (1886).	
			<i>Cyclops serrulatus</i> Fisch.	<i>Ibid.</i>	
			<i>Cyclops agilis</i> Koch.	Rosseter (1898).	
<i>Hymenolepis collaris</i> (Batsch, 1786).	Oiseaux aquatiques.		<i>Gammarus pulex</i> Linné.	Hamann (1889).	
			<i>Cyclops viridis</i> Fisch.	Mrázek (1890-1891 <i>a</i> -1896).	
			<i>Cyclops agilis</i> Koch.	<i>Ibid.</i>	
			<i>Cyclops lucidulus</i> Koch.	<i>Ibid.</i>	
			<i>Diaptomus</i> (espèces diverses).	<i>Ibid.</i>	
			<i>Gammarus pulex</i> Linné.	Hamann (1889).	
<i>Hymenolepis tenuirostris</i> (Rudolphi, 1819).	Oiseaux aquatiques.		<i>Ibid.</i>	V. Linstow (1892 <i>a</i>).	
			<i>Diaptomus</i> sp.		
			<i>Cyclops agilis</i> Koch.	Mrázek (1891 <i>a</i>).	
<i>Hymenolepis brachycephala</i> (Creplin, 1829).	<i>Totanus pugnax</i> L.		<i>Cyclops pulchellus</i> Fisch.	<i>Ibid.</i>	
<i>Hymenolepis liophallos</i> (Krabbe, 1869).	<i>Cygnus</i> (espèces diverses).	<i>Cercocystis H. lioph.</i>	<i>Cyclops crassicornis</i> Müller.	V. Linstow (1892).	
			<i>Cypris cinerea</i> Brady.	Rosseter (1897).	
<i>Hymenolepis coronula</i> (Dujardin, 1845).	Oiseaux aquatiques.	<i>Cercocystis H. coron.</i>	<i>Cypris compressa</i> Baird.		
			<i>Cypris ovum</i> Jurine.	Mrázek (1890).	
			<i>Cypris ophthalmica</i> Jurine.	<i>Ibid.</i> et Moniez (1891).	
			<i>Cypris cinerea</i> Brady.	Rosseter (1890).	
			<i>Candona candida</i> (O. F. Müller).	Moniez (1891).	
			<i>Gammarus pulex</i> Linné.	Mrázek (1890).	
<i>Hymenolepis fallax</i> (Krabbe, 1869).	Oiseaux aquatiques.		<i>Tenebrio molitor</i> Linné.	Stein (1852-53).	
<i>Hymenolepis microstoma</i> (Dujardin, 1845).	Souris.	<i>Cercocystis tenebrionis</i> Villet.	<i>Silpha lavigata</i> Fabricius.	V. Linstow (1886).	
<i>Hymenolepis uncinata</i> (Stieda, 1862).	Musaraigne.	<i>Cercocystis Silphæ</i> .	<i>Glomeris tinbatus</i> Latreille.	Villot (1879).	
<i>Hymenolepis scalaris</i> (Dujardin, 1845).	Musaraigne.	<i>Staphylocystis bilarius</i> .	<i>Ibid.</i>	<i>Ibid.</i>	
<i>Hymenolepis pistillum</i> (Dujardin, 1845).	Musaraigne.	<i>Staphylocystis micracanthus</i> .	<i>Geotrupes sylvaticus</i> Panzer.	Von Linstow (1897).	
<i>Hymenolepis furcata</i> (Stieda, 1862).	Musaraigne.	<i>Cysticercus Tæniæ furcatae</i> .	<i>Ibid.</i>	Von Linstow (1893).	
<i>Hymenolepis serpentulus</i> (Schränk, 1788).	Oiseaux divers.		<i>Cypris cinerea</i> Brady.	Rosseter (1891).	Voir le chapitre VI.
<i>Drepanidotenia lanceolata</i> (Bloch, 1782).	Oiseaux aquatiques (une observation humaine).	<i>Cercocystis Drep. lanc.</i>	<i>Cyclops</i> (espèces diverses).	Mrázek (1891).	
<i>Fimbriaria fasciolaris</i> (Pallas, 1781).	Oiseaux aquatiques.	<i>Cercocystis Fimb. fasc.</i>	<i>Diaptomus spinosus</i> Daday.	<i>Ibid.</i>	
<i>Aploparaksis crassirostris</i> (Krabbe, 1869).	Oiseaux aquatiques.	<i>Cercocystis Aplop. cras.</i>	<i>Diaptomus vulgaris</i> Schmeil.	<i>Ibid.</i>	
<i>Anomotenia pyriformis</i> (Wedl., 1856).	<i>Crex crex</i> L.	<i>Monocercus Anom. pyrif.</i>	<i>Lumbriculus variegatus</i> (O. F. Müller).	<i>Ibid.</i>	
<i>Tatria acanthorhyncha</i> (Wedl., 1856).	Oiseaux aquatiques.	<i>Monocercus Tatr. acant.</i>	<i>Ibid.</i>	<i>Ibid.</i>	
<i>Dipylidium Trinchesei</i> (Diamare, 1892).	Chat domestique (Naples, Alexandrie).	<i>Cysticercus acanthotetra.</i>	<i>Agrius puella</i> Linné.	V. Linstow (1892 <i>a</i>).	
<i>Dipylidium echinorhynchoides</i> (Sensino, 1889).	<i>Megalotis cerdo</i> Skje.	<i>Cysticercus rostratus.</i>	<i>Zamenis viridiflavus</i> Wagl.	Parona (1884).	
			<i>Ibid.</i>	Mingazzini (1893).	Voir au chapitre VI les remarques sur ces deux espèces.

BIBLIOGRAPHIE

ABILDGAARD.

1770. Om Indwolde Orme. *Skrifter of naturhistorik Selskabet*. Kjöbenhavn.

J. ACKERT.

1918. On the life cycle of the Fowl Cestode, *Davainea cesticillus* Molin. *Journ. of Parasitology*, V, p. 41-43, septembre.

1906. Advisory Committee for Plague investigation. In *Indian Journal of Hygiene*, VI, p. 421-536.

J. AMANN.

1899. Conservirungsflüssigkeiten und Einschlussmedien für Moose, Chloro- und Cyanophyceen. *Zeitsch. f. Wiss. Mikr.*, XIII, p. 18, 1896 : XVI, p. 38.

A. ANCONA.

1916 Per un nuove caso di elmintiasi da *Dipylidium caninum* nell' uomo. *Riforma medica*, XXXII, p. 652-655.

S. ARLOING.

1875 Note sur la place d'un Ténia de la Poule (*Phasianus gallus*) incomplètement étudié par Dujardin *Recueil de Méd. vétér.*, II, (6), p. 427-431.

BACOT et RIDWOOD

1914. Observations on the larvae of fleas. *Parasitology*, VII, p. 157-175.

P. MARAIS DE BEAUCHAMP.

1905. Etudes sur les Cestodes de Sélaciens. *Archives de Parasitologie*, IX,

F.-E. BEDDARD.

1913. Contribution to the anatomy and systematic arrangement of the Cestoïdes. *Proceedings of the zool. Soc. of London*, (2), p. 549-571.

P.-J. VAN BENEDEN.

1850. Les Helminthes Cestoïdes, considérés sous le rapport de leurs métamorphoses, de leur composition anatomique et de leur classification et mention de quelques espèces nouvelles de nos Poissons Plagiostomes. *Bull. Acad. roy. de Belgique*, XVI, (2), p. 269-282.

1850 a. Recherches sur la faune littorale de Belgique. Les Vers Cestoïdes. *Nouveaux Mémoires de l'Acad. roy. de Belgique*, XXV, in-4° de 199 p., XXXIV pl.

E. VAN BENEDEN.

1870. Les Vers Cestoïdes. *Nouveaux Mémoires de l'Acad. roy. de Belgique*, XXXIV, 12 p.

1881. Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Ténias. *Arch. biol.*, II, p. 183-210, pl. XII, XIII.

E. BERCE.

1878. Faune entomologique française. VI. Lépidoptères. Paris, in-8° de 398 p. et X pl.

A. BETTENCOURT.

1915. *Portuguese Society of natural Sc.*, 17 mars.

1916. Casos de infestação pela *Hymenolepis nana* em Portugal. *Med. Contemporanea*, XXXIV, p. 193, juin.

R. BLANCHARD.

1886. Nouvelle observation de *Tænia nana*. *C. R. Soc. biol.*, (8), III, p. 326; *Progrès médical* (2), IV, p. 577.

1891. Note sur les migrations du *Tænia gracilis* Krabbe. *Bull. de la Soc. zool. de France*, XVI, p. 119-122.

1891 a. Notices helminthologiques. *Mémoires de la Soc. zool. de France*, IV, p. 420-487.

1891 b. Histoire zoologique et médicale des Téniaadés du genre *Hymenolepis* Weiland. Paris, in-8° de 112 p.

1907. Parasitisme de *Dipylidium caninum* dans l'espèce humaine, à propos d'un cas nouveau. *Archives de Parasitologie*, XI, p. 439-471.

R. BLANCHARD, CH. LEROUX et R. LABBÉ.

1913. Encore un cas de *Dipylidium caninum* à Paris. *Bull. Acad. de Méd. de Paris*, (3), LXX, p. 498-508.

M. BRAUN.

1894-1900. Cestodes in H.-G. BRONN, Klassen und Ordnungen des Thierreichs, IV, Leipzig, in-8° de vii p et p. 927-1731, LIX pl.

1896. Helminthologische Notizen. Ein proliferender *Cysticercus* und die zugehörige Tänie. *C. B. f. Back und Parasit.*, XX, p. 580-588.

1897. Wissenschaftliche Mittheilungen. Zur Entwicklungsgeschichte des *Cysticercus longicollis* Rud. *Zool. Anz.*, XX, p. 1-2.

E. BRIMONT.

1909. Parasites intestinaux en Guyane française. *Bull. Soc. de path. exot.*, II, p. 423-425.

BROQUIN-LACOMBE.

1913. Sur un nouveau cas de présence de l'*Hymenolepis nana* chez l'enfant. *Gazette médicale de Paris*, XIII, p. 403-404.

E. BRUMPT.

1913. Précis de Parasitologie, Paris. in-8° de xxiv et 1011 p., 2^e éd.

A. BÜCKLERS.

1894. Ueber den Zusammenhang der Vermehrung des eosinophilen Zellen im Blute mit dem Vorkommen der Charcot'schen Krystalle in den Fäces bei Wurmkranken. *München med. Woch.*, XLI, (2), p. 21-23, I pl. *Ibid.*, p. 47-49.

P. BUJOR.

1901. Sur l'organisation de la Vérétille. *Archives de Zoologie expérimentale*, (3), IX, p. XLIX-LX.

S. CALANDRUCCIO.

1889. Animali parassiti dell' uomo in Sicilia. *Atti dell' Accad. Gioenia di Sc. nat. in Catania*, (4), II, p. 29.

1906. Ulteriori ricerche sulla *Tænia nana*. *Boll. d. Soc. zool. ital. con sede in Roma*, VII (2), p. 63-69; *Boll. Accad. Gioenia di Sc. nat. in Catania*, LXXXIX, p. 15-19.

A. CALMETTE, M. BRETON et E. FUSTER.

1903. L'Ankylostomiase, maladie sociale (*Anémie des mineurs*). Paris, in-8° de 246 p.

A. CARINI et F. MASTRANGIOLI.

1912. L'*Hymenolepis nana* nello stato di S. Paulo (Brasile). *Giorn. d. R. Accad. di Med. di Torino*, LXXV, p. 297-300.

A. CASTELLANI et A.-J. CHALMERS.

1919. Manual of tropical medicine. London, in-8° de X et 2436 p., XVI pl., 3^e éd.

CHOLODKOVSKY.

1903. Cestodes nouveaux ou peu connus. *Archives de Parasitologie*, X, p. 332-347, pl. VII à X.

CLAYTON LANE.

1916. *Hymenolepis nana*. *Indian med. Gaz.*, VIII, p. 314. *Ibid.*, 1904 et 1909.

W. CLERC.

1906. Notes sur les Cestodes d'Oiseaux de l'Oural. *C. B. f. Back. und Parasit., orig.*, XLII, p. 433-436.

R. COHN.

1899. Zur Systematic des Vögeltänien. *C. B. f. Back. und Parasit.*, XXV, p. 413-421.

M. CONDORELLI.

1908. Caso raro di parassitismo, *Boll. d. Soc. zool. ital.*

S. COUDRAY.

1913. La Mouche et l'Hygiène. Paris, *Thèse méd.*, in 8° de 203 p.

CREPLIN.

1823. Observationes de Entozois. Gryphiswald, in-8° de 86 p. et I pl.

J.-B. CHRISTOPHERSON et J.-R. NEWLOVE.

1919. Laboratory and other notes on seventy cases of bilharzia treated by intravenous injections of antimony tartrate. *Journ. of tropical med., and hyg.*, XXII, p. 129-143.

L. CUÉNOT.

1911. La genèse des espèces animales. Paris.

F. CURTIS

1903. Méthode de coloration élective du tissu conjonctif. *C. R. Soc. Biol.*, LVIII, p. 1038-1040.

A. DAMPF.

1910. Über ein Cysticercoïd aus einem Floh der Springmaus (*Alactaga jaculus*). *C. B. f. Back. und Parasit., orig.*, LIV, Abt. 1, p. 432-434.

W.-H. DEADERICK.

1906. *Hymenolepis nana* and *Hymenolepis diminuta*, with report. of cases. *The Journ. of amer. med. associat.*, XLVII, p. 2087-2090.

CH. DECAUX.

1892. Les parasites du biscuit de troupe. *Archives de méd. et de pharm. militaires*, XX, p. 81-100.

O. DEFFKE.

1891. Die Entozoen des Hundes. *Arch. f. wiss. und. prack. Thierheilkunde*, XVII, H. 1-2, 64 p., pl. I-II.

M. DEFRANCE

1824. Notice sur la Puce irritante. *Annales des Sciences naturelles*, (1), p. 440-444.

V. DIAMARE.

1892. Di un nuovo Cestode del genere *Dipylidium* Leuckart. *Atti d. R. Boll., Soc. d. Natur. in Napoli*, VI, (1), p. 46-48.

1893. Il genere *Dipylidium* Leuckart. *Atti d. R. Accad. d. Sc. fis. e nat. di Napoli*, II, (2), p. 1-31, 3 pl.

1894. Bemerkungen über Dipylidienlarven. *C. B. f. Back. und Parasit.*, XVI, p. 565.

C. M. DIESING.

1850. *Systema Helminthum*. I, Vindobonae, in-8° de 680 p.

F. DUJARDIN.

1845. Histoire naturelle des Helminthes ou Vers intestinaux. Paris, in-8° de xvi et 654 p., 12 pl.

E. DURAND.

1910. Les Rats et l'Hygiène. Paris, *Thèse méd.*

L. FACQUART.

1894. Sur une variété d'*Hymenolepis murina* (téniaidé) trouvé dans l'intestin d'un Lérot. *Loire médicale*, XIII, (11), p. 299-306, 1 pl.

H.-B. FANTHAM.

1916. Remarks on the nature and distribution of the parasites observed in the stools of 1305 dysenterics patients. *The Lancet*, CXC, (1), p. 1165-1166.

H. FOLEY.

1911. Parasitisme intestinal des Berbères sédentaires de Figuig. Fréquence d'*Hymenolepis nana* dans la population infantile. *Bull. Soc. de path. exotique*, IV, p. 421-429.

F.-H. FREY.

1915. Helminthiasis at Texas State Orphan's home, *Texas State journ. med.*, XI, p. 229-231.

W. FRICKE.

1917. Vergleichende Würmeier-Untersuchungen in Mazedonien. *Deut. med. Woch.*, XLIII, p. 845-847.

FRIEDBERGER.

1877. Bandwurmseuche unter den Fasanen. *Zeitsch. f. veterin. Wiss.*, V, p. 97-112.

O. FUHRMANN.

1906. Die Tänien der Raubvögel. *C. B. f. Back. u. Parasit., orig.*, XLI, p. 219.

1906 a. Die Hymenolepisarten der Vögel. *C. B. f. Back. u. Parasit., orig.*, XLI, p. 352-358, p. 620-628 et 730-755.

1907. Die Systematik der Ordnung des *Cyclophillidae*. *Zool. Anzeig.*, XXXII, p. 289-297.

1908. Nouveaux Ténias d'Oiseaux. *Revue suisse de Zoolog.*, XVI, p. 25-73.

- 1908 a. Die Cestoden der Vogel. *Zool. Jahrbücher, Supplément*, 10, p. 1-232.
1913. Sur l'origine de *Fimbriaria fasciolaris* Pallas. *IX^e Congrès international de Zool.*, Monaco, p. 19-20.
- B. GALLI-VALERIO.
1910. Notes de parasitologie et de technique parasitologique. *C. B. f. Back. und Parasit.*, orig., LIV, p. 44.
1911. *Ibid.*, LX, p. 358.
- F. GARCIA.
1917. Common intestinal parasites. *Philipp Journ. Sc.*, XII, p. 25-52.
- CH. GARIN et E. CHANCEL.
1913. L'*Hymenolepis nana* (Von Siebold, 1852), nouveau parasite de l'Homme observé en France. *Gazette des hôpitaux*, LXXX, p. 1237-1242.
- J. CONST. GAUTHIER et A. RAYBAUD.
1910. La Puce du Rat (*Ceratophyllus fasciatus*) pique l'Homme. *C. R. Soc. biol.*, LXVII, p. 859-860; LXVIII, p. 941-942.
- L. GEDOELST.
1914. Synopsis de parasitologie. Bruxelles, in-8° de xx et 352 p.
- O. GONZAGA et J. CARVAHLO.
1918. Campanha contra a Ancylostomose. *Rap. au VIII^e Congrès brésilien de Médecine, Servico sanitario de São-Paulo*. In 8° de 25 p.
- B. GRASSI.
1879. Contribuzione allo studio dell' elmintologia. *Gazzetta med. ital. Lombard.* (8), I, p. 156.
1886. Ulteriori particolari intorno alla *Tænia nana*. *Gazzetta degli Osped.*, VII, p. 619.
- 1886 a. Conno perventivo intorno ad una nuova malattia parassitaria dell'uomo. *Gazzetta degli Osped.*, VII, p. 450.
1887. Come la *Tænia nana* arrivi nel nostre organismo Nota preliminare. Catania, in-8° di 3 p., 3 maggio.
- 1887 a. *Tænia flavopunctata* Weil., *Tænia leptcephala* Creplin, *Tænia diminuta* Rud. *Atti d. R. Accad. d. Sc. d. Torino*, XXIII, p. 492-500, pl. XI.
- 1887 b. Bestimmung des vier von Dr. Parona in einem kleinen Mädchen aus Varese (Lombardei) gefundenen Tæmien (*Tænia flavopunctata* ? Dr. E. Parona). *C. B. f. Back. und Parasit.*, I, p. 257-239.
- 1887 c. Die *Tænia nana* und ihre medicinische Bedeutung. *C. B. f. Back. und Parasit.*, I, p. 97.
- 1887 d. Entwicklungscyclus der *Tænia nana*. *C. B. f. Back. und Parasit.*, II, p. 305.
1888. Beiträge zur Kenntniss des Entwicklungsgeschichte von fünf Parasiten des Hundes (*Tænia cucumerrina* Goeze, *Ascaris marginata* Rud., *Spiroptera sanguinolenta* Rud., *Filaria immitis* Leidy und Hæmatozoon Lewis). *C. B. f. Back. und Parasit.*, IV, p. 609-620.
- B. GRASSI et S. CALANDRUCIO.
1887. Einige weitere Nachrichten über die *Tænia nana*. Zweite Präliminar-note. *C. B. f. Back. und Parasit.*, X (2), p. 282-285.

B. GRASSI et G. ROVELLI.

1888. Ciclo evolutivo della *Tænia leptcephala*. Catania, 4. p. in-4^o, 28 février.

1888 a. Intorno allo sviluppo dei Cestodi. Nota preliminare. *R. Accad. dei Lincei*, IV, 4, p. 700-703.

1888 b. Bandwürmerentwicklung. *C. B. f. Back., und Parasit.*, III, p. 173-174.

1889. Embriologische Forschungen an Cestoden *C. B. f. Back. und Parasit.*, V, p. 370-377 et p. 401-410.

1892. Ricerche embriologiche sui Cestodi. Catania, in-4^o de 110 p. et 4 pl. (1).

J. GUIART.

1910. *Précis de Parasitologie*. Paris, in-8^o de xi et 628 p.

G. GUSEFF.

1892. Sluchay *Tæniae nanae*. *Med. Obezr., Mosk.*, XXXVII (9), p. 803-805.

1893. *Trudi ebsh. dietsk. vrach. Mosk.*, I, p. 23-25.

J.-E. GUTBERLET.

1916. Morphology of Adult and Larval Cestodes from Poultry. *Transactions of the Americ. microsc. Soc.*, XXXV, p. 23-44, pl. V-VII.

1916 a. Studies on the transmission and prevention of Cestode Infection in Chickens. *Journ. of the amer. Veter. Med. Assoc.*, p. 218-237, mai.

M.-C. HALL.

1915. *Tænia saginata*. A case presenting structural abnormalities and associated with spurious parasitism in an infant. *Journ. of the amer. Associat.*, LXIV, p. 1972-1973.

M.-H. HALLOCK.

1913: *Tænia nana*, report on two cases. *Journ. of the americ. Assoc.*, XLII, p. 891.

O. HAMANN.

1889. In *Gammarus pulex* lebende Cysticercoïden mit Schwanzanhängen. *Jena's Zeitschr., f. Naturwiss.*, XXIV, n. f., XVII, p. 1-9, pl. 1.

J. HELLINS.

1885. Entomologist's monthly magazine, XXI, p. 428.

A. HENRY.

1913. La ladrerie ovine. *Bull. Soc. cent. de méd. vétérin.*, LXVIII, p. 1-12.

R. HEYMONS.

1899. Die systematische Stellung der Puliciden. *Zool. Anzeig.*, XXII, p. 223-240.

R. HOKI.

1917. Report on the finding of the eggs of *Hymenolepis diminuta* in Men. *Tokyo Iji Shinski*, n^o 2007, p. 161-168, 20 janvier.

J. HUBER.

1910. Animal parasites and the diseases caused by them. *Twentieth cent. Pract., New-York.*, VIII(4), p. 497-521, pl. XVIII-XIV.

(1) C'est à ce travail qu'il faut se reporter, lorsque je cite Grassi et Rovelli sans indication bibliographique.

M. HUNGERBÜHLER.

1910. Studien an Cyrocotyle und Cestoden. *Denkschriften d. med. naturwiss. Gesel. Jena*, XVI (4), p. 497-521, pl. XVIII-XIX.

C. V. JANICKI.

1904. Zur Kenntniss einiger Säugetierencestoden. *Zool. Anzeig.*, XXVII, p. 770-782.
1917. Experimentelle Untersuchungen zur Entwicklung von *Dibothriocephalus latus* L. Ueber negative Versuche junge Forellen, Hechte und Barsche direkt mit Flimmerembryonen zu infizieren. *C. B. f. Bakt. und Parasit., I. orig.*, LXXIX.

C. JANICKI et F. ROSEN

1917. Le cycle évolutif du *Dibothriocephalus latus*. Recherches expérimentales et observations. *Bull. soc. Neuchâtel. des Sc. nat.* XLII, p. 19-53.

T.-H. JONSTON.

1912. Notes on some Entozoa. Read before the royal Society of Queensland 26 June 1912. *Proceedings of Royal Society Queensland*, XXIV, p. 69-70.

C. JOURDHEUILLE.

1883. Catalogue des Lépidoptères du département de l'Aube. Troyes, in-8° de 229 p.

CH. JOYEUX.

1916. Sur le cycle évolutif de quelques Cestodes. Note préliminaire *Bull. Soc. de path., exot.*, IX, p. 578-583.
1919. *Hymenolepis nana* (V. Siebold, 1852) et *Hymenolepis nana* var. *fraterna* Stiles, 1906. *Bull. Soc. de Path. exot.*, XII, p. 228-231.

O.-H. JUDKINS.

1914. Some observations on intestinal parasites in Texas, based upon microscopic Findings in fifteen thousand cases. *Texas state Journ. of med.*, X, p. 126-128.

H. KRABBE.

1865. Recherches helminthologiques au Danemark et en Islande, Copenhague, in-4° de 66 p., 7 pl.; Helminthologiske Undersøgelser i Danmark og paa Island med saerligt Hensyn til Blaereormlidelserne paa Island. *Ibid.*
1869. Bidrag til Kundskab om Fuglenes Baendelorme-Kjöbenhavn, in-4° de 368 p. et 10 pl.

K. KRAEPELIN.

1884. Ueber die systematische Stellung des Puliciden. *Festsch. z. 50-Jahr. Jubiläum d. Realgymn. Johanneum in Hamburg*. Hambourg.

F. KÜCHENMEISTER.

1851. Vorläufe Mittheilung. *Günsburg's Zeitsch. f. Klin. Med. Jahr.*, II, p. 240, Breslau.

J. KÜNCKEL.

1873. Observations sur les Pucés en particulier sur les larves de Pucés de Chat et de Loir. *Annales Soc. Entomolog. de France* (5), III, p. 129-144.

A. LABOULBÈNE.

1872. Métamorphoses de la Puce du Chat. *Annales Soc. Entomol. de France* (5), II, p. 267-274.

L. LANDOIS.

1866. Anatomie des Hundeflohes (*Pulex canis* Dugès) mit Berücksichtigung verwandter Arten und Geschlechter. Dresde, in-4° de 66 p. et 7 pl.

M. LANGERON.

1916. *Précis de Microscopie*. Paris, in-8° de xxvi et 821 p., 2^e éd.

G.-R. LA RUE.

1914. A Revision of the Cestode family *Proteocephalidae*. *Illinois biological monographs*, Vol. I, nos 1 et 2, 319 p., 12 pl.

M. LASS.

1905. Beiträge zur Kenntniss des histologisch-anatomischen Baues des weiblichen Hundeflohes (*Pulex canis* Dugès s. *Pulex serraticeps* Taschenberg). *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, LXXIX (1), p. 74-131, pl. V-VI.

LECOMTE in GRALL et CLARAC.

1913. *Traité de Pathologie exotique*, VI. Paris, in-8° de 652 p.

J. LEIDY.

1884. Occurrence of a rare human Tapeworm (*Tænia flavopunctata*). *Amer. Journ. of med. Sc.* (2), LXXXVIII, p. 110.

1884 a. A rare human Tapeworm (*Tænia flavopunctata*). *Proceedings of the Acad. of nat. Sc. of Philadelphia*, p. 137.

R. LEUCKART.

1873. Bericht über die wissenschaftlichen Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Thiere während der Jahre 1870-1871. *Arch. f. Naturges.*, XXXVII (2), 453 p.

1886. Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Leipzig, 2^o Auflage, I.

O. VON LINSTOW.

1872. Über den *Cysticercus Tænie gracilis*, eine freie Cestodenart des Barches. *Archiv. f. micros. Anat.*, VIII, p. 535-537, pl. XXI.

1886. Helminthologische Beobachtungen. *Arch. f. Naturgeschichte*, LII, (1), p. 113.

1892. Beobachtungen an Vogeltæmien. *C. B. f. Back. und Parasit*, XII, p. 501-504.

1892 a. Beobachtungen an Helminthenlarven. *Arch. f. micros. Anat.*, XXXIX, p. 325-343, pl. XV.

1893. Zur anatomie und Entwicklungsgeschichte der Tæmien. *Arch. f. microsk. Anat.*, XLII, p. 452-456, pl. XXVIII.

1896. Über *Tænia (Hymenolepis) nana* V. Siebold und *Tænia murina* Duj. *Jena'sche Zeits. f. Naturwiss.*, XXX, p. 571-579.

1897. Helminthologische Mittheilungen. *Arch. f. microsk. Anat.*, XLVIII, p. 375-397. pl. XVI-XVII.

A. LOOSS in G. MENSE.

1914. Handbuch des Tropenkrankheiten, I, 2^e éd.

M. LÜHE.

1910. Cestodes. Die Süßwasserfauna Deutschlands, XVIII, in-8° de iv et 153 p.

A. LUTZ.

1894. Beobachtungen über die als *Tænia nana* und *flavopunctata* bekannten Bandwürmer des Menschen. *C. B. f. Back. und Paras.*, XVI, p. 61-67.

P.-S. DE MAGALHAES.

1892. Notes d'helminthologie brésilienne, I. *Tænia cuneata* Von Linstow, 1872. *Bull. Soc. Zool. de France*, XVII, p. 145.

1894. Notes d'Helminthologie brésilienne. *Bull. Soc. zool. de France*, XIX, p. 152-153.

1896. Ein zweiter Fall von *Hymenolepis diminuta* Rudolphi (*Tænia flavopunctata* Weil.) als menschlicher Parasit in Bräsilien beobachtet. *C. B. f. Back. und Parasit.*, orig., XX, p. 673-677.

1898. Notes d'Helminthologie brésilienne. *Archives de Parasitologie*, I, p. 442-451.

1905. Notes d'helminthologie brésilienne. Le cysticercoïde de *Tænia cuneata*. *Archives de Parasitologie*, IX, p. 305-318.

1918. Notes d'Helminthologie brésilienne (10). *Annaes da policlinica Geral de Rio de Janeiro*, III, p. 1-28, 2 pl.

E. MALVOZ.

1907. Le *Tænia nana* en Belgique. *C. R. Soc. Biol.*, LXII, p. 602-603.

1910. Le *Tænia nana* en Belgique. *Bull. Acad. royale de Belgique*, XXIV (4), p. 316-328.

G. MANN.

1902. Physiological histology. Oxford, Clarendon Press, in-8° de xviii et 488 p., 1 pl.

P. MANSON.

1908. Maladies des pays chauds. Paris, in-8° de xv et 814 p., 7 pl., 2° éd. française.

P. MARCHI.

1872. Sopra un nuove Cestode trovato nell' *Ascalabotes mauritanicus*. *Atti d. Soc. ital. Sc. nat.*, XV, p. 305-306, pl. V.

1878. Sur le développement du cysticerque des Geckos en Cestode parfait chez le *Strix noctua*. *C. R. ass. fr. p. l'avancement des Sc.*, VII, Paris, p. 757.

A. MARTIN.

1913. Recherches sur les conditions du développement embryonnaire des Nématodes parasites. *Annales Sc. nat. Zoologie* (9), XVIII, 151 p.

G. MASSARI.

1898. Le *Tænia nana*. *Suppl. al Policlin.* Roma, IV (9), p. 209-213.

P. MASSON.

1911. Le safran en technique histologique. *C. R. Soc. Biol.*, LXX, p. 573-574.

P. MÉGNIN.

1878. Epizooties vermineuses chez les jeunes Faisans. *Bull. Soc. centrale de méd. vétérin.*, p. 825-831.

MELNIKOW.

1869. Über die Jugendzustände des *Tænia cucumerina*. *Archiv. f. naturges.*, XXV (1), p. 64-69, pl. III.

M.-P. MENDOZA-GUASON.

1916. A case of infestation with *Dipylidium caninum*. *Philipp. Sc. Journ. Sect. B. Trop. med.*, XI, p. 19-31.

G. MERTENS.

1892. Ueber *Tænia nana*. *Berl. Klin. Woch.*, XXIX, p. 1099-1101 et 1134-1137.

E. METSCHNIKOFF.

1915. La mort du papillon du mûrier, un chapitre de thanatologie. *Annales de l'Institut Pasteur*, XXIX, p. 477-497, pl. X-XI.

E. MEYRICK.

1895. A Handbook of british Lepidoptera. London.

P. MINGAZZINI.

1893. Ricerche sul parassitismo. *Ricerche Lab. anat. norm.* Roma, III(3).
1898. Trattato di zoologica medica. Roma, in-8° de viii et 634 p.
1899. Observations générales sur le mode d'adhésion des Cestoïdes à la paroi intestinale. *Archives italiennes de biologie*, XXXII (3), p. 341-350.

K. MIURA et F. YAMAZAKI.

1897. Ueber *Tænia nana*. *Mitth. a. d. med. Fac. d. K. Japon. Univ. Tokio*, III (3), p. 239-258, pl. XIV.

P. MOLA.

1913. Nuovi ospiti di Uccelli-Contributo al genere *Hymenolepis*. *Biolog. C. B.*, XXXIII, p. 208-222.

R. MONIEZ.

1880. Essai monographique sur les Cysticerques. Lille, Thèse Méd.; in-4° de 190 p., 3 pl., 1880. in *Travaux de l'Institut zoologique de Lille*, III (1).
1881. Mémoire sur les Cestodes. Paris, Thèse Sciences, in-4° de 237 p., 12 pl.
1888. Sur le *Tænia nana*, parasite de l'Homme, et sur son cysticerque supposé (*Cysticercus Tenebrionis*). *C. R. Acad. Sc.*, CVI, p. 568.
1891. Notes sur les Helminthes. II. Sur les Cysticerques des Ostracodes d'eau douce. *Revue biol. du Nord de la France*, IV, p. 25-26.
1896. Parasitologie animale et végétale. Paris, in-8° de viii et 680 p.

MOORE.

1904. *Med. News*, 6 février.

A. MRAZEK.

1890. Über Cysticercoïden unserer Crustaceen. *Sitzber. K. Böhm. Ges. Wiss., Math. Nat.*, CI (1), p. 226-246, pl. V.
1891. Príspevky k vyvojezpytu nekterych tasemnic patcich. Remarques sur le développement de quelques Ténias d'Oiseaux. *Sitzb. d. K. Bohm. Ges. d. Wiss.*, p. 97-131, 2 pl.
1891. a. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Vogelbandwürmer. *Sitz. b. d. K. Bohm. Ges. d. Wiss.*, p. 97-131, pl. V-VI.
1896. Zur Entwicklungsgeschichte einiger Tæniën. *Sitzb. d. K. Bohm. Ges. d. Wiss.*, p. 1-16, pl. I.
1907. Cestoden Studien. Cysticercoïden aus *Lumbriculus variegatus*. *Zool. Jahrbücher, Abt. f., Syst. Geogr. und Biol. d. Tiere*, XXIV, p. 591-620, pl. XXX-XXXI.

E. MULSANT.

1854. Histoire naturelle des Coléoptères de France. Latigènes. Paris, in-8° de 396 p.

T.-V.-A. NAMBIAR.

1917. Some observations on the parasite of helminth infection among the prisoners admitted in the central jail, Myingyam. *Indian. med. gaz.*, LII, p. 436-439.

H.-L. Mc NEIL.

1915. Fifty cases of intestinal Parasites in adultes with an attempt to study some symptoms caused by them. *Southern. med. journ.*, VIII, p. 486-493.

M. NEVEU-LEMAIRE.

1908. Précis de Parasitologie humaine. Paris, in-8° de v et 712 p., 4^e éd.
1911. Parasitologie des animaux domestiques. Paris, in-8° de ii et 1257 p.

W.-S. NICKERSON.

1911. An american intermediate host for *Hymenolepis diminuta*. *Science, New-York*, XXXIII, n° 842, p. 271.

W. NICOLL et MINCHIN.

1910. On two species of Cysticercoïdes from the rat Flea (*Ceratophyllus fasciatus*). *Proceedings of the zoolog. Society of London*, p. 10-13.

W. NICOLL.

1911. The rat flea as the intermediate host of a rat tapeworm. *British med. Journ.*, I, p. 621.

J. NIÉMIEC.

1885. Recherches sur le système nerveux des Ténias. *Recueil zoologique suisse*, II, p. 591-648, pl. XVIII-XXI.

F. Noc.

1911. Les parasites intestinaux à la Martinique. *Bull. Soc. de Path. exotique*, IV, p. 390-395.

A. PACKARD.

1894. On the systematic position on the *Siphonaptera*, with notes on their structure. *Proceedings of the Boston Soc. of nat. Hist.*, XXVI, p. 313-355.
1900. *Tænia flavopunctata*, with description of a new specimen. *Journ. americ. med. Ass. Chicago*, XXXV (24), p. 1551-1553.

S.-E. PARODI.

1915. Consideraciones sobre el primer caso de *Hymenolepis diminuta* observado en la R. argentina. *Prese med. argentina*, II, p. 131.
1915-16. Sobre un nuova caso de Helminthiasis producido par la *Hymenolepis nana*. *Prensa med. argentina*, II, p. 405.

E. PARONA.

1884. Di un caso di *Tænia flavopunctata* (?) riscontrata in una bambina di Varese. *Giornale della Accad. di med. di Torino*, XXXII, p. 99.
1887. Elmintologica sarda. Contribuzione allo studio dei Vermi parassiti in animali di Sardegna. *Ann. d. Museo civico di Storia nat. di Genova*, IV (2), p. 275-384.

L. PARROT.

1914. Parasitisme intestinal chez les Arabes du Tell algérien. *Bull. Soc. de Path. exotique*, VII, p. 301-303.

W.S. PATTON et F.-W. CRAGG.

1913. A. textbook of medical entomology. In-8° de 767 p., 89 pl. Londres, Madras, Calcutta.

E. PERRIER.

1897. *Traité de Zoologie*. Fasc. IV, in-8°, p. 1809-1852.

E. PERRONCITO.

1887. *Tænia nana* osservata per la prima volta in Piemonte. *Giorn. r. Accad. d. med. d. Torino*, XXXV (5), p. 7.

E. PERRONCITO e P. AIROLDI.

1888. Caso di *Tænia mediocanellata* et di molte Tenie nane in un bambino di 6 anni. *Giorn. dell' Accad. di med. di Torino*, XXXVI, p. 312.

G. P. PIANA.

1880. Di una nuova specie di Tenie del Gallo domestico (*Tænia botrioplitis*) et di un nuovo cisticerco delle Lumachelle terrestres (*Cysticercus botrioplitis*). *Memorio dell' Accad. di Sc. dell' Istit. d. Bologna*, II (4), p. 387-394 pl. I; *Rend. Accad. Sc. Ist. Bologna*, p. 84-85, 1880-81.

W.-E. PREDTETSCHENSKY.

1900. Ein Fall europäischer Chylurie. *Zeitsch. f. klin. Med. Berl.*, XL, p. 84-97.

S. PREVITERA.

1900. Due casi probabili di *Tænia leptcephala* nei minatori della zolfare. *Boll. Accad. Gioenia di Sc. nat. in Catania*, n. s., LXIII, p. 9-11.

E. RAGONOT.

1890. *Bull. Soc. entomol. de France*, XCIII (6), X, 28 mai.

A. RAILLIET.

1892. Un cas très ancien de *Tænia (Hymenolepis) diminuta*. *C. R. Soc. Biol.*, IV (9), p. 894-896.

1892 a. Notices parasitologiques. Remarques sur la classification des Cestodes parasites des Oiseaux. *Bull. Soc. zool. de France*, XVII, p. 115-117.

1895. *Traité de zoologie médicale et agricole*. Paris, in-8° de viii et 1303 p. (Le fascicule relatif aux Cestodes est paru en 1893).

1899. Sur la classification des Téniaidés. *C. B. f. Back. und Paras.*, XXVI, p. 52-54.

A. RAILLIET et A. HENRY.

1909. Les Cestodes des Oiseaux par le Dr. O. Fuhrmann de Neuchâtel. *Recueil de méd. vétérin.*, LXXXVI, p. 337-338.

A. RAILLIET et A. LUCET.

1892. Sur le *Davainea proglottina* Davaine. *Bull. Soc. zool. de France*, XVII, p. 105-106.

W.-H. RANSOM.

1856. On the diagnostic of and treatment for Roundworm, and on the occurrence of a new species of *Tænia* in the human body. *Med. Times and Gaz. London* (872), XXXIII, n. s., p. 598-600.

B.-H. RANSOM.

1902. On *Hymenolepis carioca* (Mag.) and *H. megalops* (Nitzsch) with remarks on the classification of the group, *Studies zool. Lab. Lincoln Nebr.*, N° 47, p. 151-172, pl. XXIII-XXV.

1904. Note on the Spiny-suckered Tapeworms of the Chickens. Bureau of the animal Industry, Washington, Bull. N° 60.

1906. An account of the Tapeworm of the genus *Hymenolepis* parasitic in

- man. *Bull. N° 18, Hyg. Lab., U. S. Publ. Health and Marine Hospit. Service, Washington*, p. 4-138.
1909. The Tænioid Cestodes of north american Birds. *Smith. Instit. Unit. St. nat. Mus. Bull.*, LXIX, p. 141.
- CH. RASCH.
1894. Ueber einen Fall von *Tænia nana* in Siam. *Deut. med. Zeit. Berlin*, XV (13), p. 143.
- G. ST. REMY.
1900. Contribution à l'étude du développement des Cestodes. *Archives de Parasitologie*, III, p. 292-345, pl. VII.
1901. *Ibid.*, IV, p. 143-155, pl. I et p. 333-349.
- J. RICHARD.
1892. Sur la présence d'un Cysticercoïde chez un Calanide d'eau douce. *Bull. Soc. zool. de France*, XVII, p. 17-18.
- G. RIJO.
1911. *Tænia diminuta*. *Act. y trabajos d. segundo cong. mes. nacional (Habana)*, p. 307.
- RISSLER et GOMEZ.
1910. *Phillip. journ. of Sc*, III (*In Semaine médicale*, XXXI, p. 126).
- H. RÖDER.
1899. Ueber einen weiteren Fall von *Tænia (Hymenolepis) nana* (V. Siebold) in Deutschland. *Münch. med. Woch.*, XLVI (41), p. 344-346.
- F. ROSEN.
1918. Recherches sur le développement des Cestodes. Le cycle évolutif des Bothriocéphales. *Bull. Soc. neuchâteloise des Sc. nat.*, XLIII, p. 1-63, 3 pl.
- T.-B. ROSSETER.
1890. Cysticercoïd parasitic in *Cypris cinerea*. *Journ. Micr. and Nat. Sc.*, III, n. s., IX, p. 241-347, pl. XVI-XVII.
1891. Sur un Cysticercoïde des Ostracodes capable de se développer dans l'intestin du Canard. *Bull. Soc. zool. de France*, XVI, p. 224-228.
1897. Cysticercus of *Tænia liophallus*. *Journ. of the Quekett microsc. Club*, II (6), p. 314-317.
- 1897 a. *Cysticercus venusta*. *Journ. of the Quekett microsc. Club*, II (6), p. 305-313, pl. XIV-XV.
- 1897 b. On experimental infection of Ducks with *Cysticercus coronula* Mrázek, *Cysticercus gracilis* (V. Linstow), *Cysticercus tenuicolis* (V. Hamann), *Journ. of the Quekett microsc. Club*, II (6), p. 397-405, pl. XVIII.
1898. On the *Cysticercus* of *Tænia microsoma* and a new *Cysticercus* from *Cyclops agilis* Rosseter. *Journ. of the Quekett microsc. Club*, V, p. 179-182, pl. X.
- A. ROSSI.
1914. Sulla patogenesi dell' anemia da *Tænia nana*. Ricerche cliniche e sperimentali. *Il Morgagni Archiv.*, I, p. 99-108.
- C.-A. RUDOLPHI.
1805. Bemerkungen aus dem Gebiet der Naturgeschichte, Medicin und Thie-

- rarzneykunde auf einer Reise durch einen Theil von Deutschland Holland und Frankreich. II *Theil*. Berlin, in-8° de 222 p. et 16 pl.
 1849. *Entozoorum synòpsis*. Berlin, in-8° de 811 p., 3 pl.

J.-E. SCHMIDT.

1894. Die Entwicklungsgeschichte und das anatomische Bau der *Tænia anatina* (Krabbe). *Archiv. f. Naturges.*, I, p. 65-111, pl. VI.

W. SCHNELL.

1918. Ein Fall von Masseninfektion mit *Tænia nana* als Sektionsbefund. *C. B. f. Back. u. Parasit., Orig.*, Bd. LXXII, p. 304-306.

TH. SCOTT.

- 1890-91. Notes on a small collection of fresh-water Ostracoda from Edinburgh district. *Proceedings of the r. Phys. Soc. of Edinburgh*. X, p. 313.

F. SENNA.

1889. Storia clinica di sei casi di *Tænia nana*. *Gazzetta med. ital. Lombarda*, II (9), p. 245, 255, 265.

A.-E. SHIPLEY.

1908. Rats and their animal parasites. *The Journ. of economic Biology*, III (3), p. 61-83.

J.-O. SHIRCORE.

1917. Notes on the prevalence of intestinal parasites in East Africa. *Trans. Soc. Tròp. med. and Hyg.*, X, p. 101-108.

C. TH. VON SIEBOLD.

1852. Ein Beitrag zur Helminthographia humana aus brieflichen Mittheilungen des Dr. Bilharz in Caire. *Zeitschr. f. Wiss. Zoolog.*, IV, p. 53-54.

K.-J. SKTAJABIN.

1914. Zwei Vogelcestoden mit gleicher Scolexbewaffung und verchiedenen Organisation (*Hymenolepis collaris*) Batsch und *Hymenolepis compressa* (Linton). *C. B. f. Back. und Parasit., Orig.*, LXXXIV, p. 275-279.

P. SOLOVIOV.

1911. Helminthologische Beobachtungen. *Cestodes avium*. *C. B. f. Bak. und Parasit.*, LX, p. 93.

P. SONSINO.

1885. Aperçu des études helminthologiques en Egypte. *Bull. de l'Institut égyptien*. Le Caire, VI (2), p. 146-160.
 1888. Ricerche sugli ematozoi del cane e sul ciclo vitale dell' *Tænia cucumerina*. *Atti Soc. Tosc. d. Sc. nat.*, X, Pisa, p. 4-48, pl. II.
 1889. Importanza dell' esame degli escreti per la diagnosi e conveniente cura delle malattie da entozoi. *Lavori del 2° congresso di medicina interna*, p. 382.
 1891. Tre casi di *Tænia nana* nei dintorni di Pisa. *Rivista generale italiana di clinica medica*, III.

H. SOULIE et G. DERRIEU.

1916. Parasitisme intestinal des enfants des écoles maternelles d'Algérie. Détermination d'un indice parasitaire. Application de cet indice à la mesure de la pureté des eaux de boisson. *Bull. Soc. de Path. exot.*, IX, p. 795-802.

- T. SOUTHWELL et B. PRASHA.
1918. Methods of asexual and parthenogenetic reproduction in Cestodes. *The Journ. of Parasitology*, IV (3), p. 122-129.
- E.-A. SPOONER.
1872. *The Journ. of the amer. med. Assoc*, LXV, p. 136.
1873. Specimens of *Tænia nana*. *Amer. journ. med. Soc. Sc. Philadelphie*, n. s. (129), LXV (9), p. 137.
- J.-J.-S. STEENSSTRUP.
1842. Ueber die Generationswechsel oder die Fortpflanzung und Entwicklung durch abwechselnde Generationen (Traduction allemande de C.-H. Lorenzen). Copenhagen, in-8° de 140 p., 3 pl.
- F. STEIN.
1852. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Eingeweidewürmer. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, IV, p. 196.
1853. *Ibid.*, p. 205-212, pl. X.
1882. Die parasitären Krankheiten des Menschen. I. — Entwicklungsgeschichte und Parasitismus der menschlichen Cestoden. Aetiologie, Pathologie und Therapie der Bandwurmkrankheiten des Menschen. In-8° de 52 p. 14 pl.
- STEPHENS et CHRISTOPHERS.
1908. Practical study of Malaria. Londres, 3^e éd.
- F.-H. STEWART.
1916. *Hymenolepis nana* (Siebold) (The dwarf Tapeworm) as a parasite of indian soldiers. *Indian med. Gaz.*, LI, p. 218-219.
- C.-W. STILES.
1896. Report upon the present knowledge of the tapeworm of poultry. In Tapeworm of poultry. *Bull. n° 12, U. S. Depart. of agricult. Bureau of anim. indust.*, 88 p., 21 pl.
1896 a. A revision of the adults tapeworms of hares and rabbits. *Proceedings U. S. nation. Mus.*
1902. Prevalence and geographic distribution of Hookworm disease in the United States. *Bull. hyg. Lab. U. S. Public Health and Marine Hospital Service, Washington*, X.
1903. The dwarf tapeworm (*H. nana*) a newly recognized and probably rather common american parasite. *New-York med. Journ.*, LXXVIII, p. 877-881.
1903 a. The type species of the Cestode genus *Hymenolepis*. *Bull. n° 13, Hyg. Lab. U. S., Public Health and Marine Hospital Service, Washington*, 19-21.
1906. Illustrated key to the Cestode parasites in Man. *Bull. n° 25, Hyg. Lab. U. S., Public Health and Marine Hospital Service, Washington*.
- C.-W. STILES et A. HASSAL.
1912. Index-Catalogue of medical and veterinary zoology. Subjects : *Cestoda* and *Cestodaria*. *Bull. Hyg. Lab. U. S., Public Health and Marine Hospital Service, Washington*, LXXXV, 467 p.
- M. STOSSICH.
1898. Saggio di una fauna elmintologica di Triente e provincie contermini. Trieste, in-8° de 162 p.
- C. STRICKLAND.
1914. The incidence of plague with special reference to the role played by the rat. *The Lancet*, XCII (2), p. 1141-1143.

G. THIRY.

1913. Enquête sur l'Ankylostomiase dans les mines de fer de la Lorraine. *Annales des Mines, 11^e Série, Mémoires*, III, p. 425-461.

C. TIRABOSCHI.

1904. Les Rats, les Souris et leurs parasites cutanés dans leurs rapports avec la propagation de la peste bubonique. *Archives de Parasitologie*, VIII, p. 161-349.
1907. Etat actuel de la question du véhicule de la peste. *Archives de Parasitologie*, XI, p. 545-620.

V.-L. TOWER.

1900. The nervous system of the Cestode *Moniezia expansa*. *Zool. Jahrbuch., Abt. f. Anat. u. Ontog.*, XIII, (3), p. 359-384, pl. XXI-XXV.

P. VERDUN.

1913. *Precis de Parasitologie humaine*. Paris, in-8^o de iv et 936 p., 4 pl., 2^e édit.

A. VILLOT.

1879. Migrations et métamorphoses des Ténias des Musaraignes. *Annales des Sc. natur.*, VIII (6), 19 p., 1 pl.
1883. Mémoire sur les cystiques des Ténias. *Annales des Sc. natur., Zoolog.*, IV (6), p. 1-61, pl. XII.
1889. Sur la classification des Cystiques. *Revue biolog. du Nord de la France*, I, p. 386.

A. VISCONTI et R. SEGRÉ.

1886. Di un caso di *Tenia nana*. *Rend. F. Istit. Lombard. Sc. Lett.*, XIX (2), p. 789-802, pl. I.

E.-E. WATSON.

1911. The genus *Gyrocotyle*, and its significance for problems of Cestode structure and phylogeny. *University of California publications in Zoology*, VI, p. 353-468, pl. XXXIII-XLVIII.

D.-F. WEILAND.

1858. Human Cestoides. An essay on the Tapeworm of Man, giving a full account of their nature, organization, and embryonic development; the pathological symptoms they produce, and the remedien wick is added an appendix, containing a catalogue of all species of Helminthes found in Man. Cambridge, in-8^o de 93 p.

M. WENYON et W. CONNOR.

1917. The carriage of cysts of *Entamoeba histolytica* and other intestinal Protozoa and eggs of parasite worms by some House-flies with some notes and the resistance of cysts to disinfectants and other agents. *Journ. R. army med. corps*, XXVIII, p. 522-527.

O. WERNICKE.

1890. *Tenia nana*. *Anales del círculo medico argentino*, XIII, p. 349.

F. ZSCHOKKE.

1888. Recherches sur la structure anatomique et histologique des Cestodes. *Mémoires de l'Institut national genevois* XVII, in-4^o de 396 p., 9 pl.
1892. Seltene Parasiten des Menschen. *C. B. f. Back. und Parasit.*, XII, p. 497-500.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
CHAPITRE PREMIER. — <i>Dipylidium</i> , <i>Hymenolepis</i> et genres voisins.	1
Article premier. — Systématique du groupe	1
Genre <i>Dipylidium</i> Leuckart, 1863	1
Genre <i>Hymenolepis</i> Weiland, 1858	6
Classification de R. Blanchard	7
» A. Railliet	8
» L. Cohn	10
» O. Fuhrmann	11
» B.-H. Ransom	16
» M. Lühe	17
Article 2. — Evolution du groupe	18
I. — Etude des formes larvaires de Cestodes	18
Classification de Moniez	19
» Villot	20
» Grassi et Rovelli	22
» Schmidt	27
» Soutwell et Prashad	28
II. — Etude des cycles évolutifs	29
1 ^o Méthode morphologique	29
Technique de la mensuration des crochets	30
2 ^o Méthode expérimentale	32
3 ^o Cycles évolutifs connus par la méthode morphologique	33
4 ^o Cycles évolutifs déterminés par l'expérimentation	34
CHAPITRE II. — Techniques employées dans la méthode expérimentale	37
Article premier. — Généralités	37
Article II. — Préparation des animaux d'expérience	39
Méthodes d'élevage	41
Biologie et spécificité parasitaire des Puces	42
Article III. — Infestation des animaux d'expérience	44
I. — Hôtes définitifs	44
II. — Hôtes intermédiaires	45
Matériel d'expérience	46
Animaux d'expérience	47
Article IV. — Examen des animaux d'expérience et des parasites	49
I. — Etude du développement	49
II. — Méthodes de coloration	51

	Pages
III. — Examen des Cestodes adultes	52
Coloration en masse	54
Coupes	55
CHAPITRE III. — Cycle évolutif de <i>Dipylidium caninum</i> (L., 1758).	57
Article premier. — Historique.	57
Cycle évolutif.	58
Article II. — Mode d'infestation de la Puce.	61
Pièces buccales de la larve et de l'adulte	62
Possibilité d'une infestation	62
I. — A l'état adulte	62
II. — A l'état larvaire.	66
Expériences d'évolution	67
CHAPITRE IV. — <i>Hymenolepis diminuta</i>	70
Article premier. — Généralités	70
I. — <i>Hymenolepis diminuta</i> adulte	70
A. — Historique	70
B. — Morphologie.	72
C. — Habitat et répartition géographique	72
D. — Biologie	76
II. — Développement d' <i>Hymenolepis diminuta</i>	77
Article II. — Etudes sur le cycle évolutif d' <i>Hymenolepis diminuta</i>	80
I. — Infestation des hôtes intermédiaires	80
Etude de chaque hôte en particulier	80
Tableau récapitulatif des hôtes intermédiaires.	93
II. — Infestation de l'hôte définitif	94
Article III. — Développement du cysticercoïde d' <i>Hymenolepis diminuta</i>	95
I. — Emploi des colorations pour l'étude du cysticercoïde	95
II. — Pénétration de l'embryon, son hypertrophie; formation de la lacune et des pôles.	97
III. — Différenciation de la lacune et des pôles	98
IV. — Evolution du pôle postérieur.	100
V. — Invagination du scolex, description du cysticercoïde mûr.	102
VI. — Développement des organes du cysticercoïde	105
VII. — Evagination du cysticercoïde	108
VIII. — Réaction des hôtes	110
Article IV. — Considérations sur le développement d' <i>Hymenolepis diminuta</i>	112
Comparaison avec des formes voisines.	112
Considérations zoologiques	113
CHAPITRE V. — Les Ténias nains de l'Homme et des Rongeurs	116
Article premier. — Historique	116
Article II. — Comparaison des deux Cestodes par la méthode morphologique	118
I. — Longueur totale	121
II. — Largeur totale	122
III. — Nombre d'anneaux	122
IV. — Largeur de la tête et du cou	123

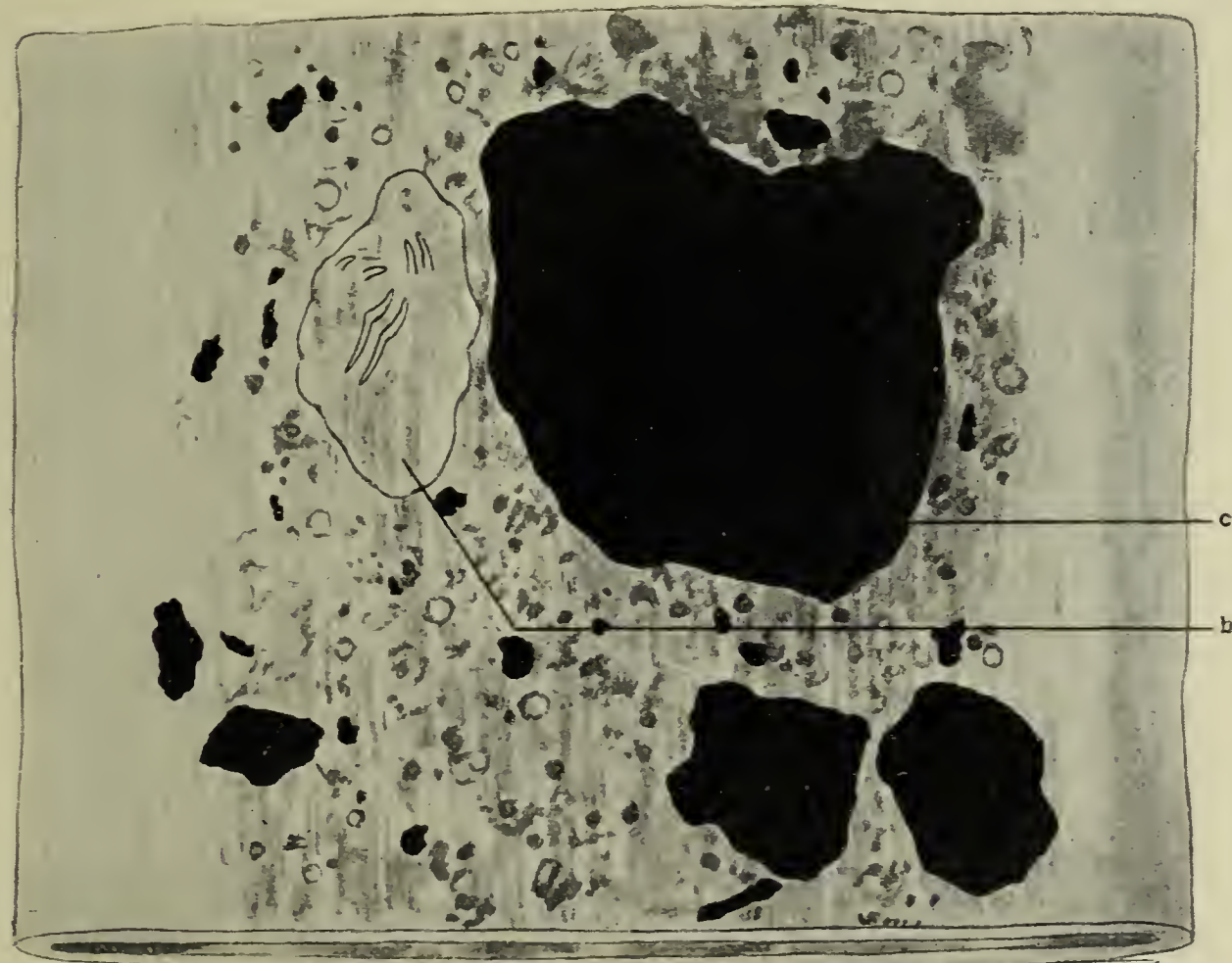
	Pages
V. — Taille des anneaux	124
VI. — Nombre de crochets	125
VII. — Dimensions et forme des crochets	126
VIII. — Diamètre des ventouses	129
IX. — Rapport des ventouses au diamètre de la tête	129
X. — Testicules.	130
XI. — Réceptacle séminal.	130
XII. — Rapport de la substance corticale à la longueur totale de l'anneau	131
XIII. — Forme des œufs	132
XIV. — Membranes des œufs.	132
XV. — Filaments et tubercules des œufs	139
XVI. — Dimensions des œufs	142
XVII. — Taille des crochets de l'embryon	143
Article III. — Etude des deux Cestodes par la méthode expérimentale	144
I. — Etude du Cycle évolutif.	145
A. — Historique	145
B. — Expériences personnelles.	147
Avec des hôtes intermédiaires	148
Cysticercoïde chez l'hôte définitif	149
II. — Transmission expérimentale à divers hôtes	151
Essais de transmission de l'Homme au Rat.	154
Article IV. — Distribution géographique des deux parasites	158
Article V. — Etude biologique des deux parasites	162
I. — <i>Hymenolepis fraterna</i>	163
II. — <i>Hymenolepis nana</i>	166
Etude médicale	168
CHAPITRE VI. — Recherches sur divers Cestodes	173
Article premier. — Cestodes de Poules	173
I. — <i>Choanateenia infundibulum</i> (Bloch, 1779)	174
II. — <i>Davainea cesticillus</i> (Mölin, 1858)	177
III. — <i>Davainea proglottina</i> (Davaine, 1860)	179
IV. — <i>Hymenolepis carioca</i> (Magalhães, 1898)	180
V. — <i>Davainea bothrioplites</i> (Piana, 1881)	181
Article II. — Les cysticercoïdes de <i>Geotrupes sylvaticus</i> Panzer	187
I. — Cysticercoïde inerme	188
II. — Cysticercoïde armé.	188
III. — Cysticercoïde d' <i>Hymenolepis serpentulus</i> (Schrank, 1788)	191
Article III. — Cysticercoïde de <i>Tarentola mauritanica</i> (L.)	193
Article IV. — Expériences sur les Anoplocéphales.	196
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	201

EMBRYON HEXACANTHE DE *D. CANINUM*
CHEZ LA LARVE DE *Cl. CANIS*

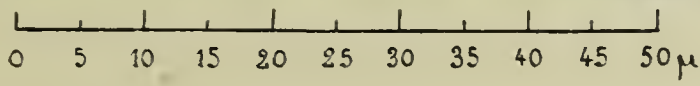
EXPLICATION DE LA PLANCHE I

Deux fragments du tube digestif isolés par dissection, le contenu est vu par transparence.

- A. — Embryon encore muni de ses enveloppes.
- B. — Embryon libre.
- C. — Morceaux de noir animal provenant du repas infestant.



Gilberte Zaborowska



Cycle évolutif de quelques Cestodes.

EVOLUTION DE *D. CANINUM*;
ANNEAUX D'*HYMENOLEPIS NANA* ET *FRATERNA*

EXPLICATION DE LA PLANCHE II

Figure 1. — Extrémité postérieure d'une larve de *Ctenocephalus canis*, montrant par transparence cinq embryons de *D. caninum*, débarrassés de leurs enveloppes et logés dans la cavité générale.

Figure 2. — Anneaux d'*Hymenolepis fraterna* et d'*Hymenolepis nana*, légèrement schématisés, montrant les principaux rapports des organes génitaux.

a. — *H. fraterna*.

b. — *H. nana*.

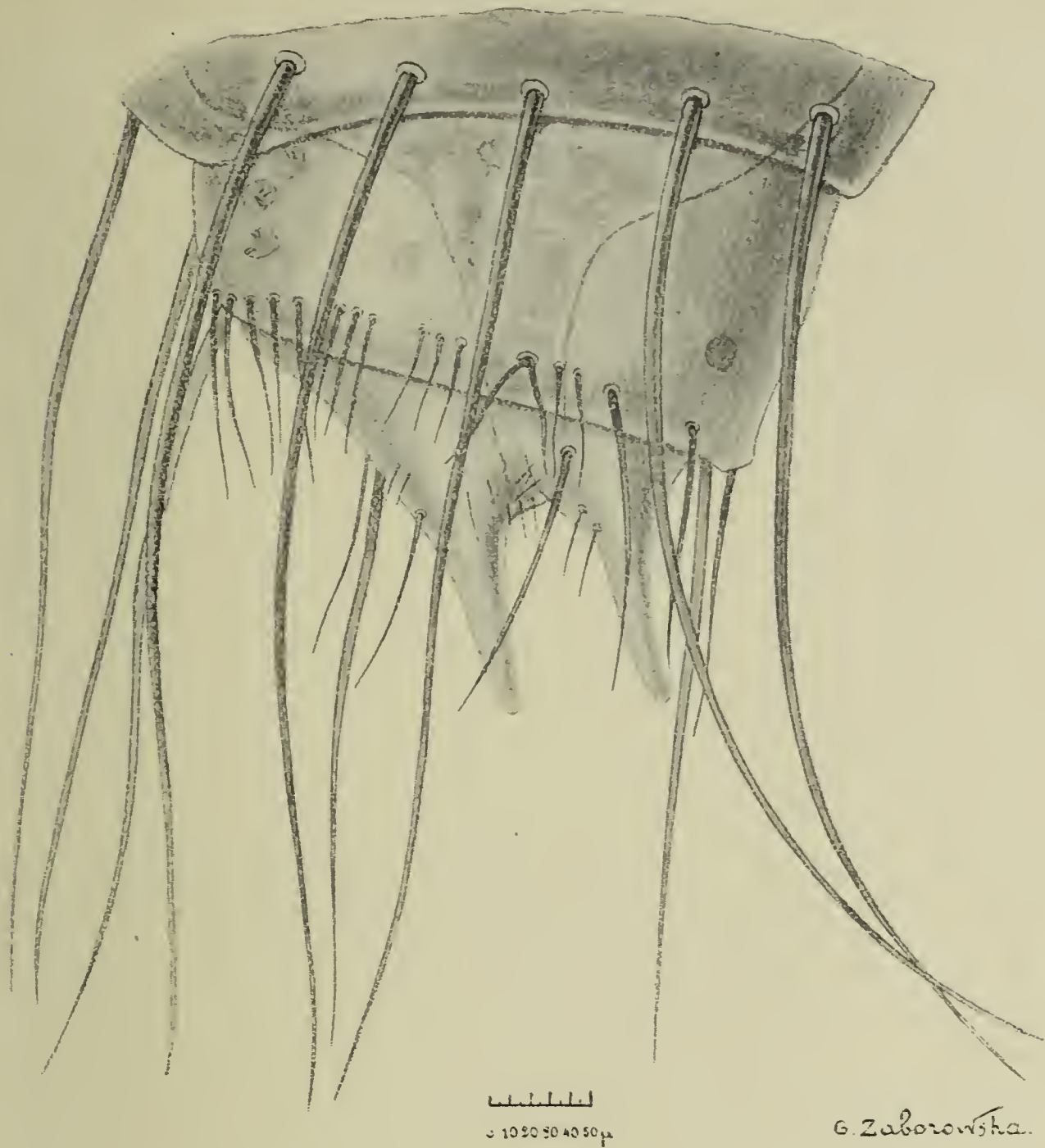


Figure 1

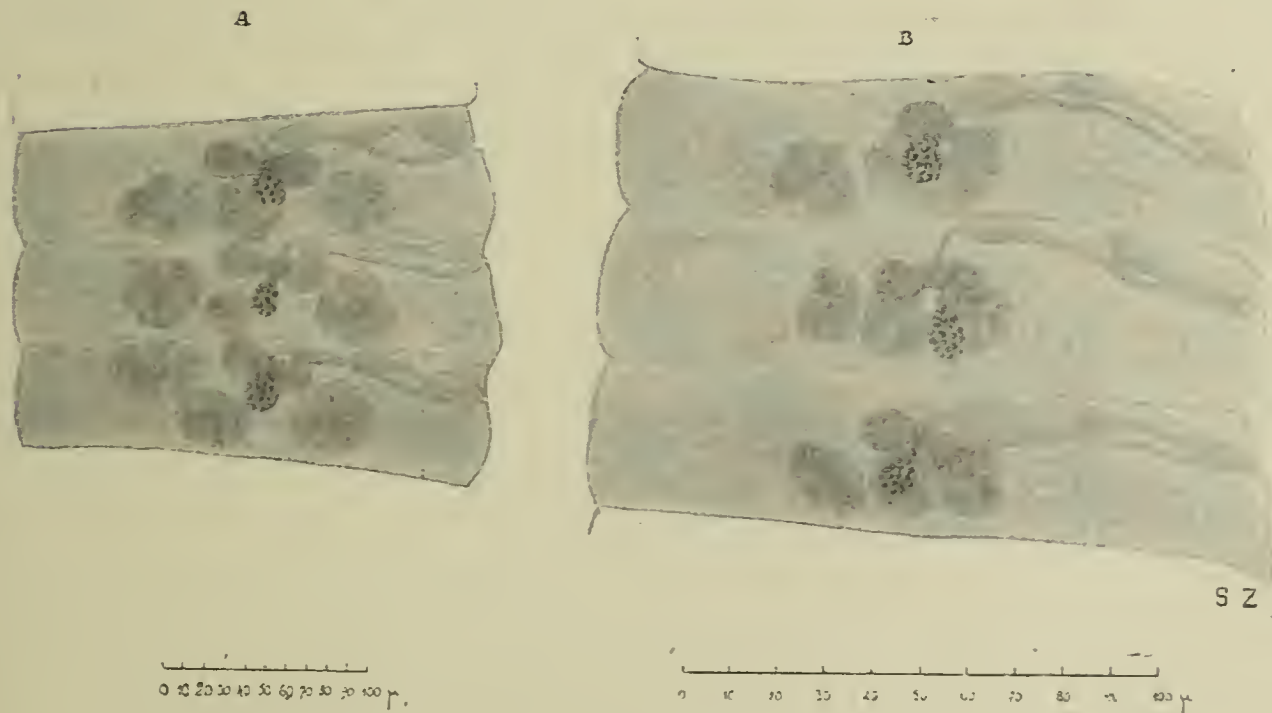


Figure 2
Cycle évolutif de quelques Cestodes.

ÉVOLUTION DE *DIPYLIDIUM CANINUM*
CHEZ *CTENOCEPHALUS CANIS*

EXPLICATION DE LA PLANCHE III

Figure 1. — Grossissement = 450. Coupe longitudinale de *Ctenocephalus canis* adulte, éclos depuis trois jours et n'ayant pas encore pris de nourriture. L'infestation a eu lieu à l'état larvaire. La coupe intéresse l'extrémité postérieure de l'Insecte, montre une faible partie de l'ampoule rectale (à droite) et la cavité générale. Quatre embryons hexacanthés commencent à évoluer.

Figure 2. — Grossissement = 450. Coupe longitudinale de *Ctenocephalus canis* adulte, éclos depuis treize jours et infesté à l'état larvaire. La coupe intéresse l'extrémité postérieure de l'insecte, passe par la cavité générale et montre un embryon avec allongement du pôle postérieur et cavité lacunaire déjà formée.



Figure 1



Figure 2

Cycle évolutif de quelques Cesiodes.

PLANCHE IV

EVOLUTION DE L'EMBRYON D'*HYMENOLEPIS*
DIMINUTA

EXPLICATION DE LA PLANCHE IV

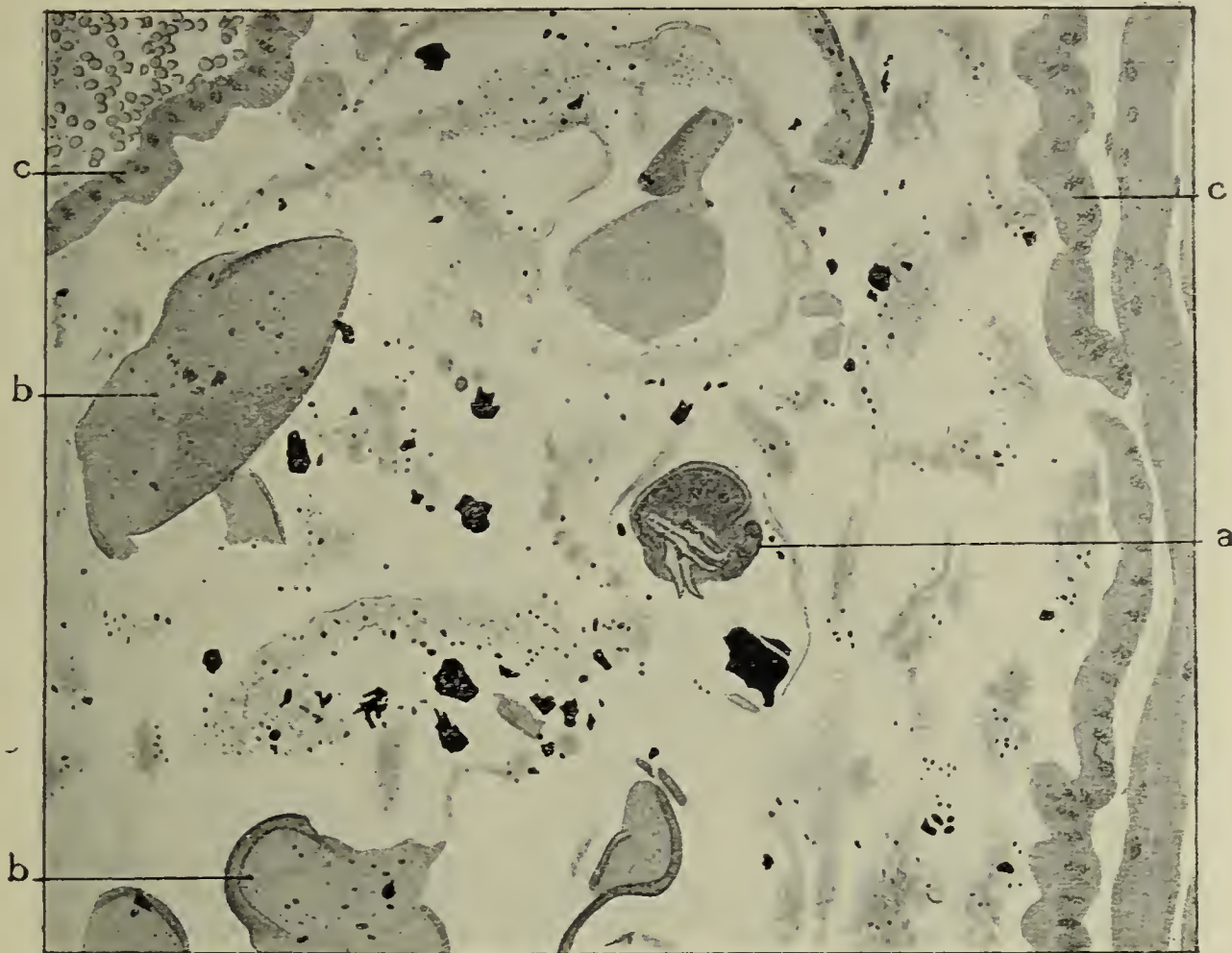
Coupes sagittales de larves de *Ceratophyllus fasciatus* colorées au carmin chlorhydrique.

Figure 1. — Grossissement = 550. Coupe intéressant le tube digestif au niveau des premiers segments de la larve. A. — Embryon à peu près débarrassé de ses enveloppes montrant encore des fragments de coque interne à sa partie supérieure. B. — Coques externes brisées après le départ de l'embryon. C. — Parois du tube digestif. La lumière du canal contient diverses granulations et des morceaux de noir animal provenant du repas infestant.

Figure 2. — Grossissement = 45. Coupe d'une autre larve. A. — Trois embryons dans la cavité générale. B. — Coupe de la bouche et du pharynx. C. — Intestin rempli de noir animal provenant du repas infestant. D. — Coupe d'un ganglion cérébroïde.

Figure 3. — Grossissement = 550. Même coupe que la figure 2 à plus fort grossissement ne montrant que l'endroit où se trouvent les embryons. B. — Entrée du tube digestif.

1



2



3

Cycle évolutif de quelques Cestodes.

SUITE DE L'ÉVOLUTION DE L'EMBRYON
D'*HYMENOLEPIS DIMINUTA*

EXPLICATION DE LA PLANCHE V

Pour simplifier on ne représente plus que le parasite isolé sans le figurer au sein des tissus de l'hôte comme dans la planche IV. Il faut donc le supposer isolé par dissection et coupé. En réalité, les figures 1, 2, 3, 4 montrent des hexacanthès qui se trouvaient dans la cavité générale de Puce. Les dessins sont faits d'après des reconstitutions de coupes sériées. Pour la position des crochets, voir l'explication, p. 402.

Figure 1. — Grossissement = 550. Embryon dans la cavité générale d'une larve de *Pulex irritans*. Coloration au carmin chlorhydrique. Le parasite est augmenté de volume.

Figure 2. — Même préparation, même grossissement. Un autre embryon à un stade plus avancé, montrant la lacune primitive.

Figure 3. — Grossissement = 280. Embryon dans la cavité générale d'une larve de *Xenopsylla cheopis*. Coloration au carmin chlorhydrique. A. — Pôle céphalique proliférant. Amorce de la queue au pôle opposé.

Figure 4. — Grossissement = 280. Embryon dans la cavité générale d'une larve de *Xenopsylla cheopis*. Coloration au carmin chlorhydrique. Stade plus avancé que celui de la figure 3; par suite de la compression des tissus de l'hôte, le corps s'aplatit au lieu de se développer régulièrement, ce qui lui donne une forme en sablier. A. — Pôle céphalique proliférant, travées mésenchymateuses à son intérieur.

Figure 5. — Grossissement = 120. Cysticercoïde formé complètement, isolé par dissection de la cavité générale de *Tenebrio molitor*, 21 jours après l'infestation. Coloration en masse par le carmin chlorhydrique; la queue a perdu son extrémité, une seconde séparation se prépare.

Figure 6. — Même grossissement. Autre cysticercoïde provenant de la même dissection. La séparation de la queue a déjà eu lieu. Crochets peu visibles.

Figure 7. — Grossissement = 120. Cysticercoïde isolé par dissection de la cavité générale d'un *Tenebrio molitor* et évaginé artificiellement. Préparation fixée sans coloration. A. — Scolex évaginé. B. — Espace vide qu'occupait précédemment le scolex, maintenant encombré de travées mésenchymateuses.



Cycle évolutif de quelques Cestodes.

SUITE DE L'ÉVOLUTION DE L'EMBRYON
D'*HYMENOLEPIS DIMINUTA*

EXPLICATION DE LA PLANCHE VI

Grossissement unique pour toutes les figures = 350.

Figure 1. — Embryon isolé de la cavité générale de *Tenebrio molitor*. Coupe sagittale colorée par la méthode de Curtis. Formations mésenchymateuses à l'intérieur de la lacune. A. — Ebauche des ventouses.

Figure 2. — Embryon dans la cavité générale de *Ctenocephalus canis*. Coupe sagittale colorée par la méthode de Masson. Le parasite, par suite de la résistance des tissus de l'hôte s'est replié sur lui-même.

Figure 3. — Embryon avant l'invagination dans la cavité générale de *Ctenocephalus canis*. Coupe sagittale colorée par la méthode de Masson. A. — Scolex, B. — Tissu fibreux coloré en jaune. C. — Cavité préparée pour l'invagination du scolex.

Figure 4. — Jeune cysticercoïde développé chez *Tenebrio molitor* et isolé par dissection aussitôt après l'invagination. Coupe sagittale colorée par la méthode de Mann. A. — Cuticule. B. — Membrane basale. C. — Couche des cellules allongées. D. — Couche de tissu fibreux. E. — Lamelle élastique. F. — Lacune. G. — Paroi interne. H. — Reste de la cavité occupée maintenant en grande partie par le scolex. I. — Scolex. K. — Queue.

Figure 5. — Cysticercoïde obtenu comme le précédent. Coupe transversale intéressant le rostre et les quatre ventouses un peu obliquement. Coloration par la méthode de Masson. Même légende que la figure 4.

Figure 6. — Comme la figure 5, coloration à la méthode de Curtis.



Cycle évolutif de quelques Cestodes.

PLANCHE VII

CYSTICERCOÏDES D'H. *DIMINUTA* ET D'H. *FRATERNA*

EXPLICATION DE LA PLANCHE VII

Figure 1. — Grossissement = 150. Microphotographie d'une coupe longitudinale intéressant l'extrémité postérieure de *Ct. canis* adulte et passant par la cavité générale. A, B, C, D, E, F, G, H. coupes de cysticercoïdes passant par divers plans. Remarquer l'absence de réaction de l'hôte.

Figure 2. — Grossissement = 250. Microphotographie d'une coupe d'intestin de Rat, cent heures après infestation par les œufs d'*Hymenolepis fraterna*. Cysticercoïde complètement développé.



Figure 1



Figure 2

Cycle évolutif de quelques Cestodes.

ANATOMIE ET MORPHOGÉNIE

D'UNE ANOMALIE HÉRÉDITAIRE

SUPPLÉMENTS
au BULLETIN BIOLOGIQUE DE FRANCE ET DE BELGIQUE

SUPPLÉMENT III

ANATOMIE ET MORPHOGÉNIE
D'UNE ANOMALIE HÉRÉDITAIRE
DES MEMBRES ABDOMINAUX

(Absence congénitale du tibia)

PAR

ANDRÉ HOVELACQUE

ANCIEN INTERNE DES HOPITAUX DE PARIS
AGRÉGÉ DES FACULTÉS DE MÉDECINE
DOCTEUR ÈS SCIENCES

PARIS

Laboratoire d'Evolution des Êtres organisés, 3 rue d'Ulm
Léon LHOMME, 3 rue Corneille

—
1920

570.5
B2L
sup.
v. 3

INTRODUCTION

18 JU 29 MAN W
L'étude de l'ectromélie est loin de représenter un sujet nouveau. Les travaux sur cette variété tératologique sont nombreux et la question paraît très complètement mise au point; il nous semble cependant que les conditions dans lesquelles nous nous sommes trouvé légitimement l'entreprise de ces recherches. Tous les auteurs qui ont écrit sur l'ectromélie n'ont établi leur travail que sur un nombre très restreint de cas personnels, quelquefois même sur un cas unique, beaucoup n'ont pu disséquer complètement les pièces, certains se sont contentés de la radiographie.

J. SALMON a vu la question sous un jour plus large; il a mis en lumière la nature du processus ectromélien, mais il a été obligé de s'appuyer sur des cas disparates; sa théorie est basée sur l'étude de sujets d'origine très variée et présentant toutes les variétés d'ectromélie.

Le point de départ de notre travail est tout autre; l'idée nous en a été donnée, par notre maître M. Et. RABAUD. Dans les élevages de souris qu'il faisait depuis 1909 en vue de l'étude de l'hérédité, M. Et. RABAUD a, depuis 1913, suivi une race d'ectromèles. En nous donnant cet élevage, il nous a permis d'effectuer des recherches anatomiques et morphogéniques, que personne jusqu'à ce jour n'avait été matériellement en état de faire; et de plus il nous a mis à même de constater les caractères généraux des ectroméliens sur 242 sujets provenant d'une source unique et connue.

Nous ne saurions commencer l'exposé de nos recherches sans remercier M. Et. RABAUD de la confiance qu'il nous a témoignée en laissant ce matériel à notre disposition, et de l'aide que ses

conseils répétés nous ont sans cesse donnée pour la conduite générale de ce travail.

Le professeur NICOLAS nous a admis auprès de lui depuis 1911 ; c'est dans son laboratoire que l'étude anatomique, les coupes embryologiques et histologiques ont été faites. Il nous a permis de mener à bien une partie de ces recherches, consacrant bien des heures à nous apprendre une technique toute nouvelle pour nous et à contrôler le résultat des lectures de nos coupes.

Notre jeune ami REINHOLD, interne des Hôpitaux de Paris, a exécuté les 54 figures réparties dans le texte. Nous devons le remercier de son aide, il a fait là un travail rendu délicat et difficile par la dimension des pièces, et a mis en valeur, avec plein succès, les détails les plus minimes.

En commençant ce travail nous pensions que seule l'étude de l'embryologie pourrait donner un résultat intéressant, et qu'elle nous amènerait sûrement à une conclusion. Aussi, en même temps que nous nous occupions de l'élevage des souris ectromèles, avons-nous continué l'élevage de souris normales de façon à pouvoir comparer entre eux les divers stades.

Rapidement, l'étude de l'anatomie pure nous a montré que si l'embryologie pouvait nous apporter un appoint intéressant, elle n'était pas absolument nécessaire. Des coupes d'embryons normaux de toutes tailles (depuis 0 c. 4) nous ont montré l'époque du passage aux différents stades, mésenchymateux, cartilagineux, osseux. Les échecs répétés et inexpliqués dans l'application de certaines méthodes de coloration élective, la difficulté de l'élevage des souris tératologiques, le petit nombre de leurs produits, nous a amené à négliger momentanément certains points d'embryologie.

Nos recherches d'anatomie normale et tératologique suffisent, du reste, à nous montrer que nous nous trouvons, comme l'avait avancé SALMON, en présence de phénomènes d'hétéromorphose ; l'embryologie ne pourrait que préciser le moment exact de l'apparition de l'anomalie.

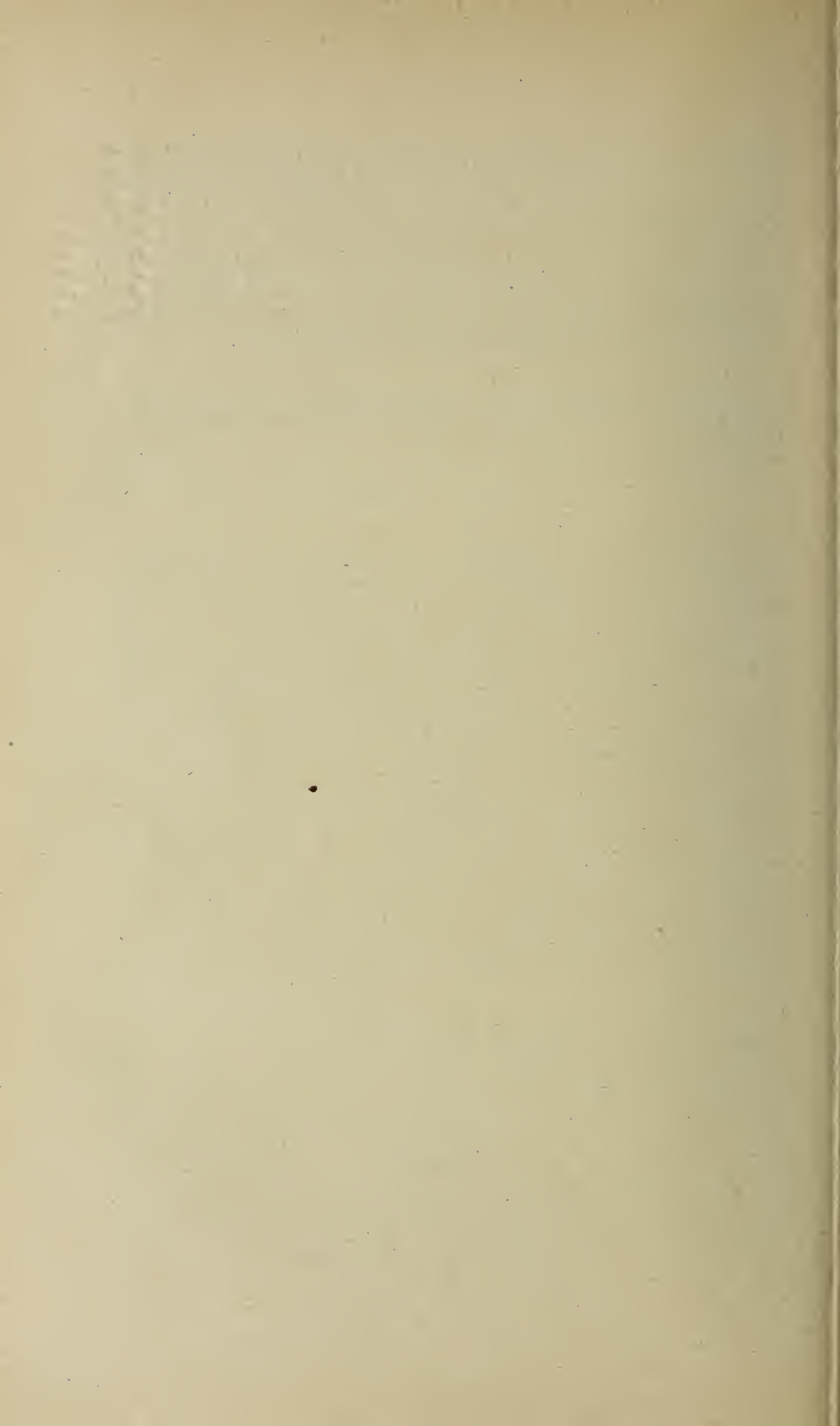
Nous n'avons pas l'intention d'abandonner ce côté de la question ; mais la réduction forcée de l'élevage et les conditions dans lesquelles, il a été fait pendant près de cinq ans ⁽¹⁾ nous forcent

(1) Nous ne saurions parler des conditions de l'élevage sans remercier J. GATEL.

à attendre encore de longs mois avant de disposer d'embryons anormaux assez nombreux pour pouvoir préciser le moment exact de l'apparition du processus ectromélien au cours de la vie intra-utérine.

En terminant cet avant-propos nous devons remercier la direction du *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, en la personne de MM. CAULLERY et RABAUD, qui a bien voulu accepter ce travail dans la série de ses *Suppléments*.

LIER du soin qu'il a apporté à ce travail. Livré à lui-même de 1914 à fin 1918 il a surmonté toutes les difficultés et a pu conserver cette race si peu féconde d'ectroméliens.



CHAPITRE PREMIER

L'ECTROMÉLIE LONGITUDINALE INTERCALAIRE HÉMISEGMENTAIRE

1. — L'ectromélie longitudinale intercalaire hémisegmentaire interne du membre abdominal (*absence congénitale du tibia*).

L'ectromélie longitudinale intercalaire interne, telle que nous avons pu l'étudier chez la Souris au niveau du membre abdominal, ne semble pas avoir été signalée chez les animaux ; par contre cette anomalie est loin d'être rare chez l'Homme ; elle est couramment décrite sous le nom d'*absence congénitale du tibia*. Le premier travail d'ensemble nous a paru être celui de KUMMEL qui, en 1895, réunit 33 cas ; en 1896 MURALT n'en signale que 29 ; en 1901 LAUNOIS et KUSS dans un travail très complet, rapportent 41 observations ; en 1902 JOACHIMSTHAL 46, en 1906 PETER BADE 55 ; en 1907 MARTIN 60 ; en 1909 BIBERGÉIL 62 ; en 1912 SCHARZBACH 67. On peut ajouter à cette statistique un cas inédit de BROCA, signalé dans son *Traité de chirurgie infantile*, un autre de MUIRHEAD LITTLE (1914) et un de Elmslie (1920). Un assez grand nombre des cas relevés sont bilatéraux, et les auteurs font compter chaque sujet pour deux. Des tableaux ont été dressés tendant à montrer la plus grande fréquence de l'anomalie dans l'un ou l'autre sexe, la prédominance d'un côté ou de l'autre ; ces points sont peu intéressants, les conclusions sont souvent contradictoires. Un fait plus digne d'attention, est que presque jamais les antécédents du sujet ne sont rapportés. LAUNOIS et KUSS, en relatant un cas personnel, signalent que « la mère boîte et présente un raccourcissement réel de la jambe gauche de 3 centimètres environ » ; un oncle est porteur d'un *genu valgum*. DREIBHOLZ (1873) signale l'absence de malformations dans la famille, « au dire de la sage-femme il y aurait eu

beaucoup de liquide amniotique ». En dehors de ces auteurs aucun autre ne s'est occupé de rechercher une anomalie chez les ascendants.

Ce sont surtout des observations cliniques que l'on trouve dans la littérature médicale ; les descriptions anatomiques détaillées existent, mais sont très peu nombreuses ; beaucoup d'observations sont accompagnées de radiographies, mais ce mode d'étude est absolument insuffisant, et les faits principaux (en particulier l'existence de formations fibreuses remplaçant l'os absent) ne peuvent être mis en évidence en dehors de la dissection.

Anatomiquement, et cela depuis très longtemps, les auteurs reconnaissent les cas d'absence partielle et les cas d'absence totale du tibia.

Dans les cas d'*absence partielle*, c'est l'extrémité supérieure de l'os qui subsiste ; nous n'avons relevé qu'une seule exception, c'est le cas de PARONA (1880), dans lequel l'extrémité supérieure manquait, l'extrémité inférieure du tibia existant seule ; nous ne sommes pas fixés sur la longueur du segment osseux persistant, pas plus que sur sa forme ; il est probable d'après les descriptions de l'articulation du genou que les plateaux tibiaux sont normaux. Le *fémur* semble normal ; si les surfaces articulaires du tibia le sont également, l'intégrité du fémur ne doit pas surprendre ; ce n'est là qu'un cas particulier de la loi générale énoncée par J. SALMON, qui a montré que chez les ectroméliens les os normaux en relation avec les rudiments squelettiques, sont déformés corrélativement aux anomalies des surfaces articulaires de ces rudiments. Le *péroné* n'a pas été étudié spécialement dans les cas d'absence partielle du tibia et il semble que les auteurs ne fassent pas à ce point de vue de différence entre les cas d'absence partielle et d'absence totale.

Dans les cas d'*absence totale* il n'y aurait aucun vestige du tibia. THIELE (1890) signale cependant l'existence dans la capsule de l'articulation du genou d'un osselet gros comme une noisette ; BERTHA DE VRIESE (1907) rapporte un fait semblable. La présence de cet osselet mérite de retenir l'attention, il peut au point de vue embryologique avoir une grosse valeur.

L'existence d'un *tractus fibreux* occupant la place du tibia a été signalée dans quelques observations ; mais c'est là une

exception, la plupart des auteurs sont muets sur ce point. SHAW (1889) montre les rapports du ligament avec une membrane qu'il décrit sous le nom de membrane interosseuse. Dans le cas bilatéral de MELDE (1892) les ligaments s'étendaient jusqu'à l'astragale, l'insertion supérieure n'étant pas précisée.

La forme de l'extrémité inférieure du *fémur* a attiré l'attention dès les premiers cas publiés ; si certains auteurs avec MOTTA (1890) insistent sur la forme normale, rapportant les dimensions des condyles et de l'échancrure intercondylienne, la plupart des médecins signalent l'atrophie des condyles et la disparition de l'échancrure ; ceci est un fait intéressant, mais on ne peut en tirer une conclusion précise, car dans aucun cas nous ne sommes à même de savoir s'il n'existe pas une ébauche plus ou moins appréciable de tibia. HILDEMANN (1882) signale une grosse anomalie de l'extrémité inférieure du fémur. « Le fémur gauche se divise en deux au milieu de la cuisse. Les deux condyles ne sont plus reliés entre eux que par un ligament qui va se perdre dans les muscles de la cuisse ». Ce cas isolé n'est pas intéressant, d'autant plus que nous ne savons pas quelles monstruosités pouvaient accompagner l'absence du tibia.

D'après LAUNOIS et KUSS, la *rotule* manquerait 11 fois sur 41 cas relevés. Sa position ne serait pas normale et, d'après les auteurs que nous venons de citer elle occuperait une situation assez constante elle est « profonde, encaissée entre les deux versants antérieurs et convergents des condyles fémoraux ; elle est appliquée dans la gorge de la trochlée fémorale, elle s'y trouve en quelque sorte incrustée ». Cette disposition n'est pas absolument constante car dans le cas d'ALBERT (1877) la rotule serait refoulée en dehors et dans celui de BILLROTH (1861) en bas (dans ce dernier cas, il s'agit d'une absence partielle du tibia). Il semble que la description de KIRMISSON, qui n'a pas vu personnellement d'absence congénitale du tibia, repose sur une erreur d'interprétation ; d'après lui la rotule est cachée dans l'échancrure intercondylienne ; on peut se demander s'il n'y a pas là une allusion à la description de LAUNOIS et KUSS et s'il ne s'agit pas de la gorge de la trochlée fémorale. La forme et le volume de la rotule ont peu retenu l'attention. BURCKARDT (1890) la dit grosse comme une châtaigne ; le cas de BILLROTH (1861) paraît être seul de son espèce, la rotule présentait un

appendice dirigé en bas en dedans; BILLROTH considère cet appendice comme représentant le tibia, bien qu'aucun muscle ne s'insère sur lui; cette hypothèse est difficile à admettre. Il suffit de citer le fait avancé par VUILLAUME (1899) pour qui le fémur s'articule souvent avec la rotule; VUILLAUME ne donne du reste aucune description.

Le péroné serait augmenté de volume, épaissi surtout au niveau de ses épiphyses, il a perdu sa direction rectiligne et est incurvé en dehors. PARKER (1882) et MYERS (1905) sont seuls à signaler des cas de péroné plus courts que les os normaux. REVERDIN et LASKOWSKY (1885) émettent l'hypothèse que l'augmentation de volume de la tête du péroné provient de son fusionnement avec le plateau tibial qui persisterait, se basant surtout sur le fait que la tête du péroné est recouverte de tissu fibreux et fait partie d'une fausse énarthrose qui l'unit au fémur. L'étude de l'extrémité supérieure du péroné chez la souris montre que cette hypothèse, basée sur un cas isolé, ne peut être retenue. Les malformations osseuses du tarse sont à peine signalées; par contre, l'ectrodactylie, la polydactylie et la syndactylie sont fréquemment relevées (L'ectrodactylie portant sur le segment interne du pied).

Les dispositions articulaires ont donné lieu, parfois, à des descriptions assez singulières. Au niveau du *genou* les auteurs s'accordent à décrire l'articulation comme presque toujours normale dans les cas d'*absence partielle*. Cependant un certain nombre signale l'absence des ligaments croisés et des ménisques. CRAIG (1878) dans un cas d'absence partielle décrit l'articulation du genou comme normale tout en disant que la tête du péroné s'articule avec le condyle externe et signalant un cartilage semi-lunaire dans l'articulation péronéo-tibiale. Dans les cas d'*absence totale* les auteurs considèrent le péroné comme vaguement articulaire avec le fémur (MYERS); pour ALBERT (1877) la tête se perd dans les masses ligamenteuses, un assez grand nombre d'auteurs décrivent avec soin une articulation fémoro-péronière; le péroné s'articulant avec l'un ou l'autre des condyles ou avec l'échancrure intercondylienne. Certains décrivent une capsule propre et même plusieurs fois nous trouvons signalé un ménisque intra-articulaire péronéo-fémoral. LAUNOIS et KUSS s'élèvent à juste titre contre la description de telles

articulations. « Dans la presque totalité des cas d'absence congénitale totale du tibia, il y a du reste luxation de la jambe sur la cuisse et nous dirons même plus *luxation paradoxale* il ne saurait y avoir en effet de luxation proprement dite ». « On observe l'absence des ligaments croisés et des ménisques intra-articulaires, la dissociation et la ténuité extrême de la capsule articulaire, dont les éléments régressés ou disparus en presque totalité sont plus faciles à reconnaître par l'histologiste que par l'anatomiste... on est en droit de se demander s'il y a bien encore une articulation du genou ». — « Le péroné vient au contact du fémur par une partie quelconque, parfois c'est la diaphyse qui vient au contact du fémur, elle présente alors une *surface de contact* plus ou moins étendue revêtue de cartilages.... Mais il n'y a pas d'articulation. Le point de contact du péroné et du fémur n'est pas plus une articulation et surtout une articulation vicariante de l'articulation normale tibio-fémorale que le point de contact pathologique entre un fragment d'os fracturé et une portion du squelette avec laquelle il ne contracte physiologiquement aucun rapport » (LAUNOIS et KUSS).

L'*articulation du cou de pied* n'a pas été étudiée ; d'après LAUNOIS et KUSS le péroné s'articulerait le plus souvent avec la tête de l'astragale ; ERLICH (1885) signale un cas où il s'articule en même temps avec l'astragale et le calcanéum.

Nous ne dirions rien de la *coxo-fémorale* si LAUNOIS et KUSS n'avançaient que la luxation de la hanche est fréquente du côté anormal, et se basant sur le cas de BILLROTH n'écrivaient que cette luxation de la hanche s'accompagne parfois de luxation de presque toutes les grosses articulations.

D'après DREIBHOLZ (1873), MYERS (1905), REVERDIN et LASKOWSKY (1885), *les muscles* sont atrophiés et non dégénérés. D'après TSCHMARKE (1900) il y aurait absence de tous les muscles s'insérant sur le tibia et le bord interne du pied. BILLROTH (1861) signale l'absence du jambier antérieur et du long fléchisseur du gros orteil, ALBERT (1877) celle du jambier postérieur et du fléchisseur du gros orteil ; dans le cas de BESSEL-HAGEN (1889) le jambier postérieur seul manquait, mais le fléchisseur du gros orteil allait s'insérer sur le calcanéum. L'extenseur du gros orteil manquait dans le cas de MARTIN (1907). Quelques rares auteurs précisent les insertions musculaires. ERLICH (1885) 、

signale que le quadriceps, le couturier, le droit interne, s'insèrent sur le fémur ; pour MARTIN (1907) les muscles de la cuisse qui devraient s'insérer sur le tibia se portent sur le rudiment de cet os, sur l'aponévrose jambière, sur la capsule articulaire ou sur le ligament interosseux. BERTHA DE VRIESE (1907) a vu des faits semblables. Les muscles de la jambe s'insèrent soit sur le péroné, soit sur le rudiment du tibia, ou bien sur le fémur ou le cordon fibreux qui remplace le tibia. THUMMEL (1886) indique que les muscles du tibia sont fixés à la capsule articulaire du genou et que le ligament rotulien vient s'attacher à la face interne du péroné. REVERDIN et LASKOWSKY (1883) donnent les insertions des muscles jambiers comme se faisant sur une masse considérable de tissu fibreux entourant la tête du péroné. BERTHA DE VRIESE (1907) signale un petit muscle anormal tendu transversalement entre la tête du péroné et le plateau tibial.

VOISIN et NATHAN (1902), dans un cas d'absence partielle, ont trouvé un muscle qui ne peut être assimilé à aucun muscle connu. Ce faisceau allongé, naissait du bord antérieur de la tête du péroné et gagnait la plante du pied en se portant obliquement en bas en dedans, marquant son passage en une gouttière sur le rudiment de tibia. Le muscle se divisait à la plante du pied formant les fléchisseurs propres des 4^e et 5^e orteils.

En résumé l'étude de la myologie dans l'absence congénitale du tibia n'a pas été sérieusement faite. Les auteurs rapportent des cas isolés souvent incomplètement disséqués. De l'étude des faits publiés, il apparaît qu'il n'est pas habituel de constater l'absence ou la modification d'un groupe musculaire donné ; les muscles les plus variés peuvent être atteints.

Les anomalies nerveuses et vasculaires ne sont pas signalées, les auteurs insistent même sur leur absence ; nous voyons seulement que TSCHMARKE (1900) signale que l'artère poplitée est excessivement mince, et que BERTHA DE VRIESE (1907) rapporte que dans un cas bilatéral les vaisseaux présentaient d'un côté seulement la disposition embryonnaire primitive : l'artère poplitée se continue à la jambe par une seule artère axiale, la péronière, qui se divise au niveau du pied en une petite branche dorsale et une plus forte branche plantaire.

Tous les auteurs s'accordent à décrire dans les cas d'*absence congénitale partielle* du tibia une cicatrice cutanée répondant

à l'extrémité inférieure du rudiment de tibia. Pour eux cette cicatrice est le vestige d'une adhérence amniotique. ERLICH (1885) est très affirmatif ; dans un de ses deux cas personnels il s'agissait d'un fœtus encore enveloppé dans l'amnios ; une bride de cinq centimètres de longueur prenait naissance à la face interne de cette membrane, puis allait s'attacher au niveau même de la cicatrice. WARTZ (1895) dans un cas d'absence bilatérale du tibia, a observé non seulement une cicatrice oblique sur la peau de chacune des jambes, mais de plus au niveau de la malléole externe du pied, qui se trouvait en varus très prononcé, il existait une autre cicatrice répondant à la place du gros orteil qui manquait. Les auteurs rapprochent ces faits d'une observation de KIRMISSON ayant trait à une main bote. Une petite fille atteinte de main bote présentait à la partie inféro-externe de l'avant-bras une cicatrice de 4 centimètres de longueur coupant obliquement le bord externe de l'avant-bras ; la sage-femme qui fit l'accouchement déclare qu'au moment de la naissance l'enfant présentait une plaie suppurante (?) à l'endroit de cette cicatrice.

HAUDECK (1896), étudiant les cicatrices semblables qui existent dans les cas d'*absence congénitale du péroné*, les décrit comme présentant tous les caractères d'une atrophie de la peau, résultant d'une pression exercée de dehors en dedans et non de ceux d'une cicatrice véritable. « La dépression cicatricielle n'est donc pas le stigmate que laisserait après elle une fracture intra-utérine, plus ou moins compliquée, mais tout simplement la signature d'une adhérence détruite, ou d'une bride amniotique rompue ».

Bien qu'il ne s'agisse pas d'absence congénitale du tibia il nous paraît intéressant de rappeler ici une observation publiée par RENDU et GRAVIER (1911). Les auteurs se sont trouvés en présence d'un *arrêt de développement du tibia* ; et on peut se demander si ce cas n'est pas à rapprocher des anomalies que nous avons trouvées sur des souris présentant une anomalie en apparence unilatérale, bien que le tibia soit plus fortement modifié que sur nos sujets. « L'os est moins long que le péroné qui le dépasse en haut et en bas. L'épiphyse supérieure est normale, la diaphyse notablement diminuée de volume, l'épiphyse inférieure est juste ébauchée, c'est à peine si on aperçoit

le noyau épiphysaire. De plus cette extrémité tibiale ne semble pas articulaire, la mortaise tibio-péronière offre un diastasis marqué et il semble que ce soit l'épiphyse inférieure du péroné qui fonctionnellement remplace le tibia. Le péroné est plus développé que de coutume, sa tête est luxée en dehors, sa diaphyse est plus épaisse que celle du tibia, son épiphysaire inférieure dénote un accroissement exceptionnel, son noyau épiphysaire au moins 4 fois plus volumineux que celui du tibia témoigne d'une ostéogénèse en pleine activité. Les deux os présentent une courbure de sens opposé. Ce n'est pas une absence partielle puisque l'os existe en entier avec son épiphysaire inférieure ; c'est un développement imparfait qui paraît surtout limité à l'extrémité inférieure de l'os. Cette malformation entre manifestement dans le cadre des arrêts de développement du tibia dont elle est le degré minimum. Elle paraît très rare, nous n'en avons pas pu retrouver un seul exemple ».

L'absence congénitale du tibia n'est donc pas une malformation exceptionnelle chez l'homme, puisque 70 cas au moins ont été publiés. L'anomalie revêt deux grandes formes, partielle et totale. Dans le cas d'*absence congénitale partielle* du tibia, il existe un rudiment d'os représentant dans la presque totalité des cas l'extrémité supérieure (une seule exception). Cette absence partielle du squelette jambier entraîne un raccourcissement et une incurvation du membre. Le rudiment de tibia conserve sa direction normale et ses rapports ordinaires avec le fémur par l'intermédiaire d'une articulation du genou profondément modifiée ou à peine touchée suivant les cas. Par contre, sans que l'on puisse invoquer la loi d'OLLIER, le péroné apparaît très différent de ce qu'il est normalement, allongé, épaissi, incurvé. Il ne supplée pas le tibia, sa forme ne lui permettant aucune fonction vicariante, pas plus que ses articulations ; malgré l'assertion de certains auteurs il ne s'articule pas avec le fémur, il n'est relié à lui que par de simples tractus fibreux ; son articulation inférieure est très variable sans surfaces permettant des fonctions de suppléance. La polydactylie, la syndactylie sont fréquentes, de même l'ectrodactylie, celle-ci intéressant surtout les rayons digitaux internes. Si la présence d'un tractus fibreux, tenant la place d'un segment déficient du tibia est

rarement signalée, ce tractus doit en réalité être considéré comme constant. Le fait que sa présence est souvent passée sous silence tient à ce que de nombreuses études n'ont été faites que par la radiographie et que dans les cas où la dissection a été faite, les anatomistes, n'ayant pas l'attention attirée, n'ont pas systématiquement recherché cette formation, facile à détruire en sectionnant les muscles. Le système musculaire, le système nerveux périphérique et le système vasculaire seraient normaux d'après les auteurs ; les muscles s'inséreraient sur les os voisins, quelques-uns manquent, mais aucun groupe ne serait particulièrement atteint. Dans les cas d'*absence congénitale totale* du tibia, les modifications anatomiques sont absolument comparables. Il ne semble pas que les auteurs aient établi la différence capitale qui existe au point de vue de la région du genou : « Extrémité supérieure du tibia normale, articulation normale ou à peine modifiée ; extrémité supérieure du tibia absente, pas d'articulation du genou et fémur essentiellement modifié ».

2. Les autres variétés d'ectromélie longitudinale intercalaire hémisegmentaire (*Absence congénitale du péroné, du cubitus, du radius*).

L'absence congénitale du tibia n'est qu'une variété de l'ectromélie longitudinale intercalaire hémisegmentaire, et nous nous sommes efforcés de passer en revue le plus grand nombre possible de cas des autres variétés de cette forme de l'ectromélie (*Absence congénitale du péroné, du cubitus et du radius*). Dans ces malformations de nature exactement semblable, on retrouve les mêmes dispositions générales.

Il est difficile de rencontrer des cas de ce genre se rapportant aux animaux ; par contre la bibliographie médicale en est très riche, relativement à l'Homme.

Les malformations ont été moins bien étudiées au point de vue anatomique, que dans les cas d'absence du tibia ; les dissections sont moins nombreuses et beaucoup d'observations se rapportent uniquement à des examens radiographiques ; d'où il résulte que l'étude du système musculaire est beaucoup moins

complète et que certains points sont forcément laissés dans l'ombre, tel la présence d'un ligament tenant la place de l'os absent.

RENDU, en 1912, a pu réunir 136 cas d'absence congénitale du péroné; depuis ce moment 16 cas ont été publiés. En dépouillant les statistiques de HAIM (1904), DEL GRÉCO (1906), SCHARFF (1909) on obtient un total de 184 cas.

APERT et MORISETTI en 1908 réunissent une centaine de cas d'absence du radius; nous en avons trouvé 12 nouveaux; WIERZEJEWSKI en 1910 rapporte 23 cas d'absence du cubitus, SCHWARZBACH en 1912, 39 cas, auxquels on peut ajouter trois observations plus récentes.

La recherche de l'hérédité a été faite avec soin surtout en ce qui concerne le péroné. HAUDECK en 1896 a réuni 97 cas, mais dans de nombreuses observations il n'a pu retrouver les antécédents; dans plus de la moitié des cas les auteurs insistent sur le fait qu'il n'y avait pas de malformations dans la famille. Dans cinq cas, HAUDECK trouve des antécédents très nets. Dans l'observation de MENDEL, le père et plusieurs frères et sœurs présentaient la même malformation; dans celui de BIDDER c'était la mère; dans le cas de JACOBI un frère était également atteint. L'observation de VOLKMANN est particulièrement intéressante car sur 17 membres de la famille 7 ont la même malformation. Dans le cas rapporté par BUSACHI et ORTALDA (1892) on relève chez le père un genu valgum et la syndactylie des 3^e et 4^e orteils.

L'hérédité a été rarement recherchée en ce qui concerne l'absence du cubitus. GAYET en 1901 en rapporte un cas (mère et fils) et dit ne connaître qu'un cas semblable de BOUVIER.

Nous n'avons pas trouvé d'observations nettes au sujet de l'absence congénitale du radius.

Si nous élargissons un peu notre cadre et si nous envisageons l'absence des os en général, nous voyons que BLENKE (1901) n'a jamais trouvé d'hérédité sur 66 cas d'absence du fémur.

La plupart des auteurs signalent l'existence d'une *cicatrice cutanée*, la situation de cette cicatrice est mal précisée en ce qui concerne le radius et le cubitus, certains, même, parlent d'une cicatrice longitudinale. Pour le péroné ce serait une cicatrice

trice transversale siégeant devant le tibia en un point bien défini sur lequel nous reviendrons.

L'absence de l'os peut être partielle ou totale. Le péroné manque, dans la très grande majorité des cas, en totalité (80 fois sur 110 d'après DEL GRECO) et dans les cas d'absence partielle, contrairement à ce que l'on voit pour le tibia c'est presque constamment l'extrémité supérieure qui manque. JEANSELME (1904) rapporte une observation d'absence du corps du péroné les deux extrémités existant. Pour le radius l'absence est de même en général totale, et dans les cas d'absence partielle (6 fois sur 48 SCHMID, 1892) c'est surtout l'extrémité inférieure qui est intéressée ; nous n'avons pu retrouver que 6 cas d'absence de l'extrémité supérieure, 4 sont déjà cités par APPRAILLÉ. Pour le cubitus, par contre, l'absence de l'extrémité inférieure est de beaucoup plus fréquente, l'absence totale est tout à fait exceptionnelle.

L'observation de MICHELSON (1903) mérite de retenir l'attention. L'os absent (en l'espèce le radius) est représenté par un fragment osseux de un demi-centimètre de long environ. Ce fragment isolé *siège à la partie moyenne du segment* (avant-bras). Cette observation très courte est forcément incomplète car l'étude n'a été faite qu'au moyen de la radiographie et l'auteur ne donne et ne peut donner aucun renseignement sur l'existence possible d'un tractus ligamenteux tenant la place de l'os absent. L'observation de GOERLICH (1908) est très comparable, recueillie également à l'aide de la radiographie. L'épiphyse inférieure du radius existe et on trouve de plus un noyau osseux au tiers supérieur de l'avant-bras.

La recherche d'un ligament tenant la place de l'os n'a pas été faite d'une façon aussi soigneuse que pour le tibia et, nous le répétons, ceci tient beaucoup à ce que de nombreuses observations ont été consignées après de simples examens radiographiques. Pour le péroné plusieurs auteurs signalent que le ligament existe, ils ne l'ont pas vérifié par eux-mêmes ; nous ne le trouvons vraiment nettement décrit que dans les observations de FRICKE (1887) et de KIRMISSON (1891). Ce dernier s'exprime ainsi : « Le péroné est remplacé par un cordon fibreux, assez épais, qui se continue avec le ligament interosseux et se perd supérieurement au niveau de la tubérosité externe

du tibia en se fusionnant avec le tendon du biceps. Inférieurement ce cordon fibreux se termine dans un noyau osseux mobile sur le tibia et sur le calcaneum, ce noyau représente la malléole péronière ». J. GUÉRIN (1880), à propos du radius, parle d'un « tissu fibreux, aponévrotique occupant la place de l'os ». MUTEL signale également le ligament dans un cas d'absence partielle portant sur l'extrémité inférieure du radius.

Les malformations de l'os contigu sont partout signalées et dans certaines variétés ce sont elles qui ont attiré l'attention, et qui ont été considérées comme la modification primitive et principale. Examinons l'absence congénitale du péroné, nous verrons que dans plus des deux tiers des cas le tibia, raccourci, épaissi, présente au niveau de son tiers inférieur une forte courbure à convexité antérieure. C'est cette disposition qui a été considérée comme primitive, l'absence du péroné étant secondaire, et la malformation a été longtemps attribuée à une fracture intra-utérine du tibia ; les travaux de ITHEN et de VILCOQ sont consacrés à cette question. De même pour le membre thoracique c'est l'incurvation de l'os persistant qui a attiré l'attention, et ce n'est que depuis peu d'années que la malformation est rapportée à l'ectromélie ; quelques rares observations seules séparent l'absence congénitale du radius et du cubitus du tableau clinique de la main bote. (La plupart des traités de chirurgie et d'orthopédie ne consacrent pas de chapitre spécial à ces malformations contrairement à ce qu'il est classique de faire pour l'ectromélie longitudinale intercalaire hémisegmentaire du membre abdominal). Au membre thoracique l'os persistant est signalé comme incurvé et réduit dans son volume, les auteurs ne parlent pas d'aplatissement en lame de sabre ni de déformation constante. Ceci est important car si pour le membre abdominal on a rappelé la loi d'OLLIER pour expliquer l'aspect de l'os restant il ne peut en être question au niveau du membre thoracique. Signalons toutefois que la diminution de volume du tibia a été notée dans le cas d'absence du péroné (DEL GRÉCO).

Les malformations du tarse et du carpe sont signalées. Quelques cas de très grosses anomalies sont rapportées. DEL GRÉCO (1906) signale un cas d'absence complète du tarse, trois métatarsiens venaient aboutir au tibia. Dans l'observation de SCHMITT

(1902) le tarse n'est représenté que par le calcanéum. Il en est de même dans le cas de HESSE, mais cet auteur fait remarquer que le sujet qu'il a étudié n'est âgé que de 9 ans et qu'il faut tenir compte de la présence possible de rudiments cartilagineux invisibles à la radiographie.

Le plus souvent, les anomalies sont bien moins importantes : le cuboïde manque (ROUBINOWITCH, 1898) ; l'astragale et le scaphoïde sont fusionnés, le deuxième cunéiforme est représenté par un tout petit noyau fusionné avec l'extrémité postérieure du deuxième métatarsien (KIRMISSON, 1891). Au carpe on ne trouve que trois os (GAYET, 1901) ; dans un cas d'absence du radius (APERT et MORISETTI, 1908) le scaphoïde manque, la deuxième rangée n'est représentée que par un seul os formé par la fusion du trapézoïde, du grand os et de l'os crochu. Le scaphoïde et le trapèze manquent (FRANÇAIS et EGGER, 1906). Les métatarsiens, les métacarpiens et les phalanges peuvent manquer ; un, deux ou trois rayons peuvent être absents. Il faut attirer l'attention sur les observations de WAGSTAFFE (1872) et de OTTO (cette dernière rapportée dans la thèse de BURCKHARDT) dans lesquelles *le gros orteil* manque chez des sujets atteints d'absence congénitale du *péroné*. Ce sont les deux seules observations de ce genre que nous ayons pu trouver ; d'une façon constante les doigts ou les orteils manquent du côté où l'os du segment intermédiaire est absent. La polydactylie est rarement signalée. Dans le cas de HESSE, il n'existe que deux métatarsiens, l'externe supporte un rayon digital, alors que l'interne en supporte deux. Les malformations articulaires n'ont pas beaucoup retenu l'attention ; il n'y avait pas de ligaments croisés et le condyle externe du fémur était atrophié chez le sujet disséqué par KIRMISSON. WIERZEJEWSKI signale un cas de soudure du radius à l'humérus alors que le cubitus manque, et un cas de luxation en haut de la tête radiale dans les mêmes conditions. Tous ces cas d'ectromélie peuvent coexister avec des malformations multiples et de natures très variées. Le plus souvent ils sont isolés, uni ou bilatéraux ; dans certains cas les malformations se voient en même temps à un membre thoracique et à un membre abdominal, affectant le même côté du corps ou ayant une disposition croisée. WIERZEJEWSKI attire l'attention sur la coexistence fréquente de l'absence du radius avec des

malformations des membres abdominaux, alors que l'absence du cubitus est en général isolée. Il ne fait là qu'une simple constatation.

Il est classique de donner les muscles comme atrophiés et de dire que ceux qui devraient s'insérer sur le segment absent font défaut, mais leur disposition exacte n'est pas décrite. J. GUÉRIN, FRICKE, KIRMISSON font remarquer que quelques-uns s'insèrent sur le ligament représentant l'os. WIERZEJEWSKI attire l'attention sur le fait que le triceps brachial manque souvent. Les observations de MUTEL et de KIRMISSON sont intéressantes ; elles ont été reproduites souvent, déformées, et le fait rapporté peut être trop généralisé ; dans plusieurs cas d'absence du radius, le long chef du biceps manquait, le court chef venant de la coracoïde se fixant sur le rudiment du radius. La *coulisse bicipitale* n'existe pas alors et MUTEL attribue cette absence au non développement de la longue portion du biceps qui y glisse normalement. HIRSCH a cependant (hors d'un cas d'ectromélie) signalé la présence de la coulisse osseuse dans les cas d'absence du long biceps. Dans aucun des cas d'ectromélie longitudinale intercalaire que nous avons recueillis, nous ne trouvons de disposition rappelant celle signalée par J. SALMON dans l'ectromélie en général. D'après cet auteur on trouverait une adaptation des muscles corrélative au déplacement de leur point d'insertion. Suivant cette théorie, la disposition musculaire présenterait plusieurs modalités d'après l'état du squelette. Les points d'insertions sont-ils rapprochés, le muscle subit un accroissement transversal aux dépens de sa longueur totale. L'espace est-il trop restreint, l'accommodation mécanique est-elle impossible, le muscle se combine ou se fusionne partiellement avec les muscles voisins. Si, au contraire, l'accommodation possible anatomiquement n'a plus de raison d'être mécanique, le muscle peut se réduire à quelques faisceaux rudimentaires ou disparaître totalement.

La valeur des muscles a été peu cherchée, il nous semble que seul HESSE (1913) ait fait un examen électrique des muscles et des nerfs sur un enfant de 9 ans atteint d'absence congénitale du péroné. Il n'a obtenu « aucun résultat certain ».

L'étude du système vasculaire et du système nerveux périphérique ne présente rien de très intéressant à signaler. Les

vaisseaux souvent plus grêles que normalement, ne présentent pas d'anomalies importantes.

Nous n'avons pas trouvé d'observations relatant l'état du système nerveux central dans l'ectromélie longitudinale intercalaire héli-segmentaire; mais il est intéressant de voir l'anatomie du névraxe chez les sujets atteints d'hémimélie et de variétés d'ectromélie autres que celle qui fait l'objet de ce travail.

Nous ne nous arrêterons pas aux malformations considérables semblables à celles signalées par MAUNOURY (1880) (pas de sillon de ROLANDO, développement exagéré du cerveau postérieur, grosses malformations des hémisphères). Ce sont là des malformations concomitantes sans aucun rapport direct avec l'anomalie qui nous intéresse. En règle générale il y a diminution du renflement médullaire, soit cervical, soit lombaire suivant le membre intéressé, quelquefois même il y a asymétrie du renflement, la malformation étant unilatérale. La réduction de volume porte sur la substance grise, comme l'ont déjà vu SERRES (1824), TIEDEMANN (1829), GURLT (1832) et comme l'ont confirmé TROISIER (1872), DREYFOUS (1878), DARESTE (1882), VARIOT (1890), MEUNIER (1897), SALMON (1908). Histologiquement, certains auteurs signalent l'intégrité parfaite (LESBRE et FORGEOT, 1902), mais le plus souvent on constate que les cellules nerveuses sont moins nombreuses, dans la région où la substance grise présente une étendue réduite.

SALMON, envisageant la question en une vue d'ensemble, montre que les variations des renflements de la moelle sont, comme les variations des nerfs périphériques, en étroite corrélation avec la disposition et l'importance du système musculaire. « On est même assez surpris de voir chez des phocomèles dont les membres sont en apparence très réduits des renflements presque aussi volumineux que les renflements normaux. La même remarque est applicable aux hémimèles par absence du segment terminal seul. Au contraire lorsque l'ectromélie intéresse de grosses masses musculaires les renflements sont peu accusés et chez les ectromèles complets il est de règle de n'en pas trouver trace » (SALMON).

Certains auteurs décrivent cependant des lésions bien nettes dans certains cas. BAR et KERVILLY (1907) sur un sujet atteint

d'hémiplégie des quatre membres décrivent des lésions très comparables à celles de la syringomyélie — canal épendymaire très élargi tapissé de cellules normales, autour du canal des cavités communiquant avec lui (jusqu'à trois cavités sur une même coupe) de plus une masse gliomateuse au contact du canal.

Si nous nous écartons un peu de notre sujet nous voyons que dans un cas de pied bot congénital, MICHAUD (1870) trouve des lésions de sclérose des faisceaux latéraux envahissant la substance grise en respectant la corne antérieure. Il est vrai que dans le pied bot congénital COYNE et TROISIER (1872), THORENS (1873) ne trouvent aucune lésion médullaire, et que COURTILLER et DURANTE (1898) trouvent dans 5 cas l'atrophie des racines antérieures et des lésions de destruction du faisceau pyramidal. Toutes les observations ayant trait à des cas d'hémiplégie sont intéressantes à relever, car si nous nous reportons à l'étude de physiologie générale du système nerveux central de DEJERINE et THOMAS (1909) nous voyons que les *principaux centres trophiques des os et des articulations* ne siègent pas dans les cornes antérieures; les fractures spontanées, les arthropathies nerveuses sont exceptionnelles dans la paralysie infantile et la polyomyélite. Le véritable *centre trophique des os et des articulations serait la corne postérieure*; ce qui va bien avec ce fait que les troubles osseux et articulaires se voient dans la syringomyélie et le tabès. L'étude anatomique des voies de la sensibilité, est tout à fait d'accord avec ces faits physiologiques, qui ne s'écartent en somme que peu de l'hypothèse de CURCIO qui suppose l'existence d'un centre trophique des os dans la substance grise au contact du canal central. Ajoutons cependant que les interprétations de l'anomalie du système nerveux sont très différentes. Indépendamment de ceux qui admettent l'anomalie nerveuse comme concomitante, pour certains, l'anomalie du membre dépend de la malformation nerveuse, pour d'autres au contraire l'anomalie extérieure est primitive, et les modifications du névraxe sont secondaires.

Conclusions

L'ectromélie longitudinale intercalaire hémisegmentaire n'a été étudiée que chez l'homme ; elle est plus fréquente au membre abdominal qu'au membre thoracique. C'est l'ectromélie longitudinale intercalaire hémisegmentaire externe (absence congénitale du péroné) qui est la plus fréquente (184 cas, contre 112 cas d'absence congénitale du radius, 70 cas d'absence congénitale du tibia et 42 cas d'absence congénitale du cubitus). Cette anomalie peut exister seule, elle peut être bilatérale, elle peut intéresser en même temps un membre abdominal et un membre thoracique, elle peut coexister avec d'autres anomalies. Le rôle de l'hérédité est mal connu, si on relève quelques observations très nettes où l'on voit la malformation se reproduire dans une même famille, dans la très grande majorité des cas, les auteurs ne s'occupent pas de la question ou signalent l'absence d'hérédité. Cette absence d'hérédité n'a pas été constatée seulement dans ces variétés d'ectromélie, mais aussi dans tous les cas d'absence congénitale des os en général. Les cas d'hérédité non douteuse, ne permettent pas d'affirmer, avec RENWALL (1908), que les malformations de ce genre semblent se transmettre par les femmes.

Les observations sont en général insuffisantes, incomplètes, soit que les dissections n'aient pas été poussées assez loin, soit que l'examen n'ait été fait que par la radiographie. Souvent une tendance à généraliser un fait isolé signalé antérieurement retire toute valeur à un travail statistique très développé.

Quelle que soit la variété d'ectromélie longitudinale intercalaire-hémisegmentaire observée, l'os peut manquer totalement ou partiellement. Dans les cas d'absence partielle c'est d'une façon presque constante une des extrémités qui persiste, il existe cependant quelques cas de persistance d'un segment de la diaphyse, les deux extrémités manquant.

La présence d'un tractus fibreux tenant la place de l'os absent est signalée par un certain nombre d'auteurs, mais dans bon nombre d'observations il n'en est pas question ; il nous semble qu'il faut incriminer là les modes d'investigations (Radiographie isolée, dissection trop rapide). La présence du tractus

fibreuse doit être recherchée plus soigneusement, elle *doit* être constante comme nous le verrons. L'os conjoint est en général très modifié : augmenté de longueur, d'épaisseur (certains disent seulement aux dépens de ses extrémités), incurvé. On a voulu voir dans ces modifications de l'os conjoint une application de la loi d'OLLIER ; nous n'y croyons pas, car : 1° l'os hypertrophié ne peut de par sa forme et ses articulations suppléer l'os absent ; 2° nous avons constaté dans des formes intermédiaires l'augmentation de l'os, sans disparition même partielle de l'autre os ; 3° on connaît des cas où l'os conjoint, loin d'être hypertrophié, est diminué de volume.

Le squelette du segment sus-jacent a été très diversement et très incomplètement décrit. En examinant de très près les observations publiées, nous sommes tenté de conclure que le squelette du segment proximal n'est modifié que dans son extrémité distale, et que la loi établie par SALMON pour l'ectromélie en général s'applique ici. L'os du segment proximal est déformé corrélativement aux modifications des surfaces articulaires de l'os anormal. S'il y a absence partielle avec surfaces articulaires normales l'os sus-jacent est normal ; plus les surfaces articulaires de l'os anormal sont modifiées, plus l'os du segment proximal est déformé. Le squelette du segment distal est en général fort atteint. Si les auteurs ne parlent pour ainsi dire pas du squelette du tarse ou du carpe, ils signalent la présence fréquente de polydactylie, de syndactylie et d'ectrodactylie, celle-ci intéressant les rayons digitaux du côté de l'os absent. Toutes ces anomalies des doigts et des orteils peuvent être simples ou associées. Les malformations articulaires sont en raison des modifications osseuses.

L'état du système musculaire est à peine indiqué, les muscles sont donnés comme atrophiés ; l'examen électrique, qui nous paraît n'avoir été fait qu'une seule fois, ne permet aucune conclusion, au dire de l'auteur lui-même. Certains muscles peuvent manquer, mais il n'y a là aucune règle générale, et ce n'est pas un groupe musculaire donné qui est atteint plus ou moins profondément. Aucune règle générale d'adaptation n'a été relevée.

Le système vasculaire semble indemne, à peine voyons-nous signalé le petit calibre d'une artère.

Le système nerveux périphérique serait normal. Le système nerveux central n'a pas été étudié dans l'ectromélie longitudinale intercalaire mais nous croyons devoir rapporter les modifications trouvées dans les cas d'hémimélie : 1° Diminution de volume ou disparition des renflements médullaires, l'atrophie portant sur la *substance grise* et surtout sur les *cornes postérieures* ; 2° lésions comparables à celle de la syringomyélie. Ces faits concordent avec les conclusions de DEJÉRINE et THOMAS situant *les centres trophiques des os et des articulations* dans les cornes postérieures de la substance grise.

CHAPITRE II

ANATOMIE NORMALE DU MEMBRE ABDOMINAL DE LA SOURIS

En dehors des traités classiques d'anatomie comparée et de quelques notes sur des points très spéciaux, l'anatomie normale des Rongeurs a été étudiée par ALEZAIS. Ce travail de myologie est basé surtout sur la dissection du Cobaye ; l'auteur n'a disséqué qu'un nombre très restreint de Souris.

Nous avons essayé de préciser certains points, notamment certaines insertions musculaires et nous nous sommes attaché, surtout, à la description moins étudiée jusqu'à maintenant, des os et des articulations.

Ce travail de dissection n'a pu être fait qu'à l'aide de la loupe binoculaire, et avec un fort grossissement. Grâce à cette technique nous avons pu pousser très loin l'étude de l'anatomie normale. La précision que nous avons cherché à obtenir, n'a pas un intérêt uniquement spéculatif, grâce à elle et par comparaison nous avons pu suivre jusque dans ses moindres détails, l'anomalie qui fait le sujet de ce travail.

1. Ostéologie

1° *Os iliaque* (Fig. 1 à 3). — L'os iliaque est formé des trois portions classiques : l'iléon, le pubis et l'ischion ; mais plutôt que d'étudier ces trois portions isolément, il est préférable d'envisager l'os iliaque dans son ensemble. On peut décrire à cet os une face externe, une face interne et un pourtour.

L'os iliaque est allongé d'avant en arrière, il est légèrement oblique en bas et en arrière. On peut lui reconnaître deux seg-

ments séparés par une portion plus ou moins rétrécie située un peu en avant de la cavité cotyloïde. Dans sa plus grande longueur l'os mesure 13 millimètres en moyenne; au niveau de son segment postérieur qui est le plus étalé il présente une lar-

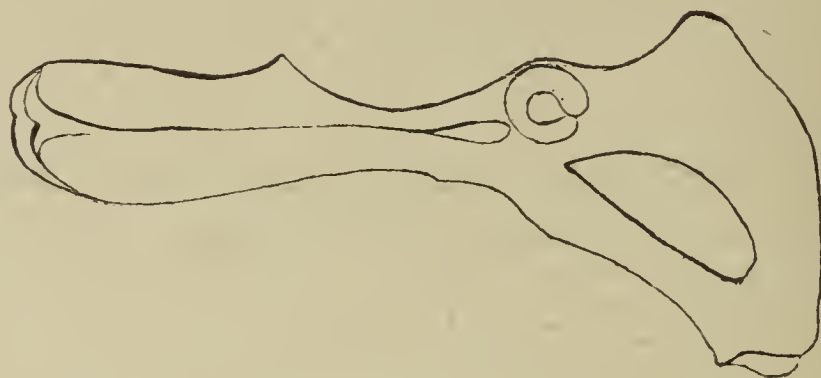


Fig. 1. — Os iliaque (Face externe).

geur de près de 6 millimètres, alors que dans son segment antérieur long de 8 millimètres et qui représente l'aile iliaque il n'a que 2 millimètres 1/2 à 3 millimètres de large.

L'*aile iliaque* ou segment antérieur, est étalée en forme de spatule, elle présente deux faces une externe et une interne. La

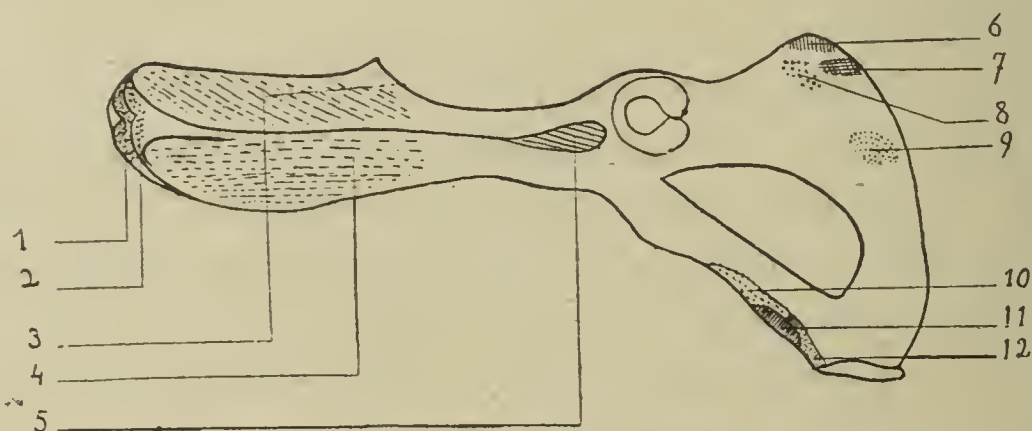


Fig. 2. — Os iliaque (insertions musculaires). — 1. Grand fessier. — 2. Moyen fessier. — 3. Petit fessier. — 4. Scansorius. — 5. Droit antérieur. — 6. Chef ischiatique du biceps. — 7. Chef ischiatique du demi-tendineux. — 8. Demi-membraneux. — 9. Grand adducteur. — 10. Pectiné. — 11. Droit interne. — 12. Moyen adducteur.

face externe est parcourue dans sa longueur par une crête assez saillante parallèle au bord inférieur de l'os, cette crête n'occupe dans certains cas que les deux tiers antérieurs de la face, dans d'autres cas elle se prolonge en s'atténuant jusque dans la région de la cavité cotyloïde, qu'elle n'atteint pas. La crête se perd alors sur un tubercule toujours très marqué, le tubercule

du droit antérieur de la cuisse ; lorsque la crête est courte elle se perd un peu en avant du tubercule. ALEZAIS décrit le tubercule du droit antérieur comme situé au-dessous de la crête chez *Mus*, il nous a semblé être dans son prolongement. La crête antéro-postérieure divise la face externe de l'aile iliaque en deux versants un supérieur qui regarde un peu en haut, un inférieur qui regarde un peu en bas ; les deux champs peuvent être égaux, l'inférieur est souvent un peu plus petit. Le *bord antérieur* est épais et déjeté en dehors, il contribue à donner une certaine profondeur aux deux champs limités par la ligne antéro-postérieure ; le bord antérieur présente vers sa partie moyenne un gros tubercule éversé en dehors et en arrière. Le *bord supérieur* de l'aile iliaque décrit une très légère courbure à concavité supérieure dans sa moitié ou ses deux tiers antérieurs, et une courbure beaucoup plus accentuée dans sa partie postérieure, courbure qui s'étend jusqu'à la jonction des deux segments de l'os ; une épine quelquefois bien marquée sépare la partie antérieure de la partie postérieure du bord supérieur. Le *bord inférieur* rectiligne ou légèrement convexe en bas dans sa partie antérieure décrit une courbe à concavité inférieure dans son tiers postérieur. La *face interne* de l'aile iliaque lisse et régulière est creusée dans toute sa longueur d'une gouttière plus large en avant qu'en arrière.

Le *segment postérieur* de l'os iliaque forme le cadre du trou ischio-pubien. Il n'est pas situé dans le même plan sagittal que l'aile iliaque, mais il est déjeté de telle sorte que sa face interne regarde en haut et en dedans et que sa face externe regarde en bas et en dehors. Le trou obturateur est encadré en avant par la branche horizontale du pubis, en haut par l'ischion, en arrière par la branche ischio-pubienne. La forme du trou obturateur, dirigé dans son ensemble en bas et en arrière, est exactement celle qu'a décrit ALEZAIS, « son bord postéro-supérieur est concave, son bord inférieur est plan ». La *branche horizontale du pubis* est, contrairement à ce que laisse supposer son nom, fortement oblique en bas en arrière et un peu en dedans ; près de son origine elle présente une saillie toujours nette, bien que quelquefois, peu marquée, c'est l'éminence *ilio-pectinée* ; dans sa partie interne la branche pubienne est très mince, elle est limitée en haut par une lèvre tranchante, la crête pectinéale. La branche

pubienne présente une face inféro-externe, sur laquelle se trouvent de nombreuses rugosités, traces d'insertions musculaires, et une face supéro-interne, endo-pelvienne beaucoup plus lisse. La *branche ischio-pubienne* est également oblique en bas en arrière mais beaucoup moins fortement que la branche pubienne proprement dite. Elle présente deux faces, une exo- et l'autre endo-pelvienne, ces deux faces sont lisses dans toute leur étendue. La branche ischio-pubienne est d'une minceur extrême, presque transparente chez certains sujets, et surtout vers son bord postérieur. L'*ischion* situé au-dessus du trou obturateur est très développé, il est de forme triangulaire, présentant un angle très saillant dirigé en haut. Sur la face externe de l'os, au niveau de l'angle on voit de nombreuses rugosités

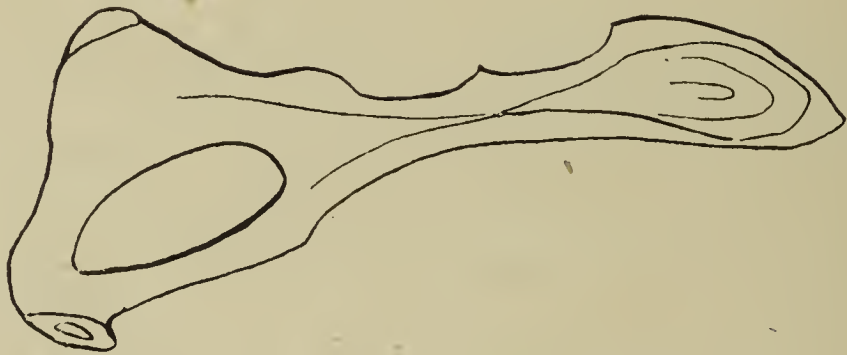


Fig. 3. — Os iliaque (Face interne).

d'insertion musculaire, mais nous n'avons jamais constaté l'existence d'une véritable tubérosité, comme chez la plupart des animaux. Le pourtour du segment postérieur de l'os iliaque est formé en bas et en avant par la crête pectinée, en arrière par le bord postérieur particulièrement mince de la branche ischio-pubienne, en haut par le bord supérieur de l'ischion. Ce bord décrit une courbe à concavité supérieure, cette courbe s'accroît brusquement au moment où le bord supérieur de l'ischion rejoint le bord supérieur de l'aile iliaque ; cette partie fortement déprimée représente l'échancrure sciatique.

La symphyse pubienne est située à l'extrémité de la branche horizontale du pubis, de forme ovale, à peu près plane, elle regarde presque directement en dedans et son grand axe est oblique en bas en arrière.

La *cavité cotyloïde* est située en avant et au-dessus du trou obturateur, elle regarde en dehors et légèrement en bas ; elle est assez profonde et elle est limitée par un bord très net et

tranchant. La cavité n'est pas régulièrement circulaire mais elle est légèrement allongée en arrière et en bas ; elle présente à sa partie postérieure une échancrure limitée par l'ischion et le pubis. Cette échancrure ischio-pubienne déborde un peu plus sur la moitié inférieure de la cavité que sur sa moitié supérieure.

2° *Fémur* (Fig. 4 à 9). — Le fémur, long de 13 millimètres en moyenne, est normalement dirigé en bas et en dedans ; il est presque rectiligne, ne présentant de courbures ni dans le



Fig. 4. — Fémur (Face antérieure).



Fig. 5. — Fémur (insertions musculaires). — 1. Ischio-condylien. — 2. Grand fessier. — 3. Biceps fémoral. — 4. Poplité. — Extenseur commun.

sens frontal, ni dans le sens sagittal, il offre à considérer à peine une légère concavité suivant son bord interne. La diaphyse est de ce fait légèrement rétrécie à sa partie moyenne. Le corps de l'os est plutôt aplati d'avant en arrière que cylindrique, ce qui fait qu'on peut reconnaître une face antérieure et une face postérieure, mais la séparation des deux faces n'est pas nette, on ne peut, tout au moins, dans la partie moyenne de l'os, décrire de véritables bords. L'aplatissement antéro-postérieur est surtout marqué au niveau du tiers inférieur de l'os. Si on regarde le fémur par sa *face postérieure*, on ne voit pas trace

de ligne âpre, à peine sur quelques sujets peut-on trouver, près de l'extrémité supérieure, quelques lignes de rugosités qui simuleraient la trifurcation habituelle de cette ligne. La *face antérieure* de l'os est convexe de haut en bas et convexe transversalement, elle est régulièrement lisse. Le *bord interne* n'est pour ainsi dire pas marqué. Le *bord externe* n'est vraiment très visible qu'à la partie supérieure ; au niveau du tiers supérieur de l'os en effet se trouve une crête, mince, mais résistante, aplatie d'avant en arrière, haute de 1 millimètre et demi à 2 millimètres à sa partie moyenne ; cette crête s'effile en bas et on peut la suivre presque jusqu'à la moitié de l'os ; en haut elle se perd en gagnant la partie postéro-latérale du grand trochanter. C'est là la *crête fessière* toujours très développée.

L'*extrémité supérieure* du fémur est très légèrement déjetée en avant, elle présente à sa partie interne un col épais et trapu, formant avec la diaphyse un angle de 120° (ALEZAIS) ; le col est limité en haut par un bord concave, très légèrement oblique en bas et en dehors, se rapprochant beaucoup de l'horizontal ; il est limité en bas par un bord presque rectiligne très fortement oblique en bas et en dehors. Le col supporte une tête régulièrement arrondie, représentant les trois quarts d'une sphère environ. Cette tête regarde presque directement en dedans, légèrement en avant. Dans le prolongement de la diaphyse et un peu déjetée en avant on voit une saillie volumineuse, quadrilatère, aplatie d'avant en arrière, c'est le *grand trochanter*. La face postérieure du grand trochanter est taillée en biseau obliquement en bas en arrière ; sa face antérieure est large et couverte de rugosités ; sa face externe est très mince, presque un bord ; sa face interne présente une large excavation, la fossette digitale ; le bord supérieur du grand trochanter oblique en bas et en dehors est rugueux et couvert d'aspérités. La saillie du *petit trochanter* est très appréciable si on examine l'os par sa face postérieure, il est situé un peu en dehors du sommet de l'angle formé par le col et le bord interne de la diaphyse. Le petit trochanter ne peut être vu si on regarde la face antérieure du fémur.

L'*extrémité inférieure* du fémur présente un volume notablement supérieur à celui du corps. Sur sa face antérieure l'extré-

mité inférieure porte une surface articulaire en forme de trochlée; la gorge de la trochlée est profonde et étroite, elle est dirigée obliquement en bas en dedans, mais l'obliquité est très légère.

Les bords de la trochlée sont très saillants surtout à la partie supérieure, et le bord supérieur de la surface articulaire forme un relief très accentué; elle ne se continue pas avec la face antérieure du fémur, mais le relief de la trochlée détermine la formation d'une profonde fossette sus-trochléenne.



Fig. 6. — Fémur (Face postérieure)

Fig. 7. — Fémur (Face interne).

Sur sa face postérieure le fémur présente deux condyles enroulés sur eux-mêmes, très nettement séparés par un profond et étroit espace inter-condylien. Le condyle interne mesuré d'avant en arrière est plus long que l'externe. Les condyles sont articulaires par leur face inférieure et leur face postérieure qui sont encroutées de cartilage. La face inférieure se continue avec les joues latérales de la trochlée, séparée de ces joues par une crête transversale encroutée de cartilage. La face cutanée des condyles est percée d'une infinité de petits trous vasculaires et on y voit la trace d'insertions musculaires. Les faces cutanées des condyles sont plus visibles quand on regarde l'os

par sa face antérieure que lorsqu'on l'examine par sa face postérieure. Si le fémur est placé verticalement sans tenir compte de son obliquité normale en bas et en dedans, le condyle interne semble descendre sensiblement plus bas que le condyle externe ; il n'en est rien en réalité, et l'os étant en place les deux condyles répondent par leur face inférieure au même plan horizontal.

3° *Tibia et péroné* (Fig. 10 à 13). — Les deux os de la

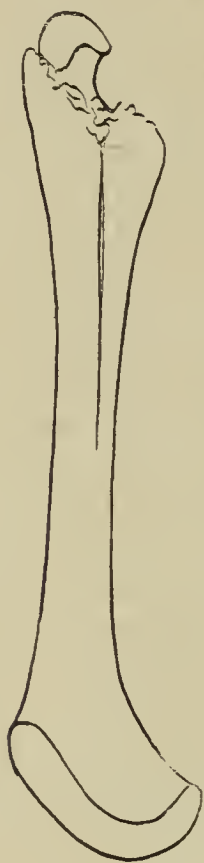


Fig. 8. — Fémur
(Face externe).

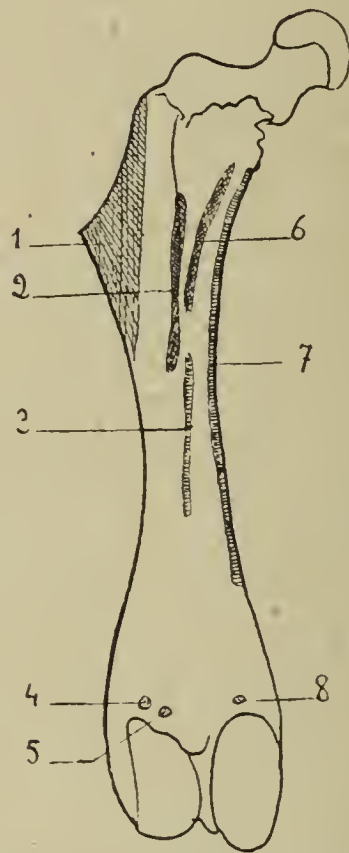


Fig. 9. — Fémur (Face postérieure. Insertions musculaires). — 1. Grand fessier. — 2. Grand adducteur. — 3. Moyen adducteur. — 4. Jumeau externe. — 5. Plantaire grêle. — 6. Pectiné. — 7. Vaste interne. — 8. Jumeau interne.

jambe sont difficiles à décrire séparément, ils forment un ensemble, qu'il convient d'envisager avant d'étudier les deux parties constituantes. Le péroné s'articule avec la partie postéro-latérale de la tubérosité tibiale externe, et décrivant une forte courbe à convexité postéro-externe, il s'écarte du tibia ; mais à l'union du tiers inférieur et des deux tiers supérieurs du tibia il vient s'accoler à la face externe de cet os et se fusionne avec lui ; il est cependant facile d'apprécier la ligne d'union, que l'on peut voir tant en avant qu'en arrière marquée par une

gouttière longitudinale s'étendant jusqu'à l'extrémité inférieure des os, et toujours visible après dénudation du squelette. Cette disposition ne se voit qu'au cours de la vie extra-utérine, chez l'embryon, les deux os sont entièrement séparés. C'est là du reste un phénomène général, chez les Camélidés actuels, par exemple, le canon ne se forme que peu avant la naissance, les métapodes fonctionnels restant séparés presque jusqu'à la fin de la vie fœtale.

Le *tibia* est long de 15 millimètres en moyenne ; nous avons vu que le fémur a 13 millimètres. ALEZAIS a déjà signalé que chez les Rongeurs le tibia est toujours plus long que le fémur. Comme tous les os longs le tibia présente à étudier un corps et deux extrémités. Le *corps* n'est pas rectiligne : vu de profil il présente une courbe en S italique ; les deux tiers supérieurs sont convexes en avant, le tiers inférieur est légèrement concave en avant. Vu par sa face postérieure le tibia présente une autre double courbure, ses deux tiers supérieurs décrivent une très légère courbe concave en dehors, son tiers inférieur décrit une très légère courbe concave en dedans.

Dans ses deux tiers supérieurs le corps du tibia est relativement volumineux et présente une forme triangulaire sur la coupe. La *face postérieure* est plane au niveau du tiers moyen de l'os, au niveau du tiers supérieur elle est fortement excavée, ceci dû à la forte saillie en arrière des bords externe et interne, qui se détachent très aigus, et au dejètement en arrière de l'extrémité supérieure du tibia ; dans cette excavation nous n'avons pas trouvé trace de ligne oblique ; il n'existe que des champs de rugosités sur lesquels se fixent un certain nombre de muscles. La *face interne* est régulièrement convexe de haut en bas et d'avant en arrière elle est libre de toute insertion musculaire. La *face externe* est fortement excavée et surtout dans sa partie supérieure, la profondeur de la fosse est augmentée par la saillie en dehors de la tubérosité externe du tibia et par la disposition du bord antérieur de l'os, ou crête tibiale. Le *bord antérieur* très tranchant est prolongé par une lame mince transparente qui décrit dans son ensemble une courbe à concavité postérieure et externe. Dans son tiers inférieur le corps du tibia devient très rapidement cylindrique ; le cylindre très régulier et lisse en avant en dedans et en arrière,

s'aplatit sur la face externe de l'os, au moment où le péroné vient s'appliquer sur le tibia, et c'est là que se trouvent les gouttières antérieures et postérieures que nous avons déjà signalées.

L'extrémité supérieure du tibia est volumineuse, grossièrement quadrilatère, ou mieux en forme de chapiteau; elle est un peu déjetée en arrière de sorte que la surface libre ou base



Fig. 10. — Tibia et péroné (Vue externe).

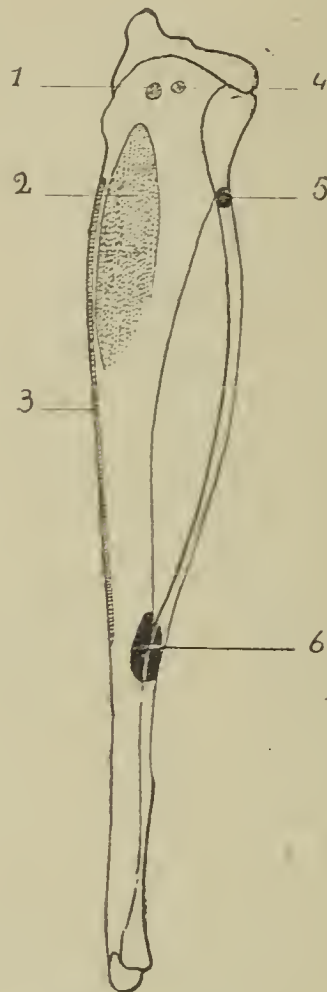


Fig. 11. — Tibia et péroné (Vue externe. Insertions musculaires). — 1. Chef profond du biceps. — 2. Tibial antérieur. — 3. Chef profond du biceps. — 4. Extenseur commun. — 5. Long péronier latéral. — 6. Extenseur propre du gros orteil.

du chapiteau regarde en haut et en arrière. Le pourtour du chapiteau forme les tubérosités tibiales externe et interne, qui sont criblées de trous vasculaires. La tubérosité externe fait vers la périphérie une saillie plus forte que la tubérosité interne, elle contribue à augmenter la profondeur de l'excavation de la face externe. Sur la face postéro-externe de la tubérosité externe, qui fait en arrière une saillie nettement plus marquée que celle de la tubérosité interne vient s'articuler

la tête du péroné. Nous avons déjà vu que l'extrémité supérieure du tibia, par son déjètement en arrière, contribue à donner une grande profondeur à l'excavation de la face postérieure du corps. L'extrémité supérieure regardant en haut et en arrière présente deux surfaces articulaires presque planes séparées par des épines; les surfaces articulaires se continuent sur le versant postérieur des tubérosités, l'interne un peu plus que l'externe.



Fig. 12. — Tibia et péroné (Vue postérieure).

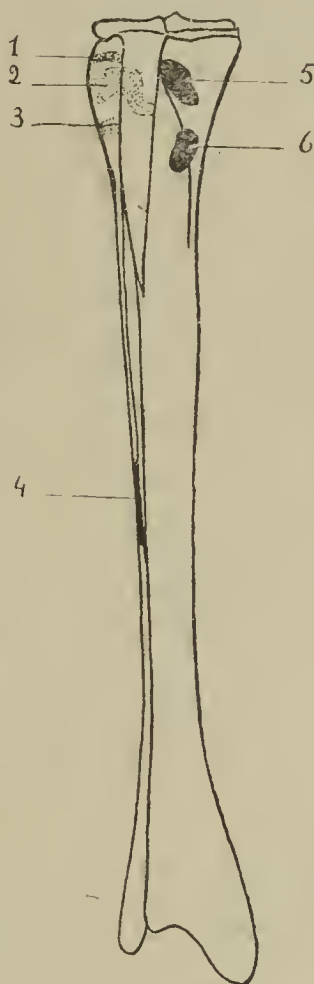


Fig. 13. — Tibia et péroné (Vue postérieure. Insertions musculaires) — 1. Soléaire. — 2. Fléchisseur péronier. — 3. Long péronier latéral. — 4. Court péronier latéral. — 5. Poplité. — 6. Tibial postérieur.

Entre les deux surfaces articulaires s'insèrent les ligaments croisés très puissants sur les sujets normaux.

L'extrémité inférieure présente une forme grossièrement quadrilatère, par épaissement du cylindre diaphysaire, les faces en sont lisses et régulièrement convexes; les gouttières inter-péronéo-tibiales sont particulièrement profondes à ce niveau, elles sont sur l'os frais transformées en canaux complets par des brides fibreuses unissant les deux lèvres; des ten-

dons glissent dans ces canaux. L'extrémité inférieure se continue en dedans par une forte saillie, la *malléole interne* aplatie de dehors en dedans, mais présentant cependant des bords antérieur et postérieur très épais, presque des faces. La malléole interne est beaucoup plus volumineuse que la malléole externe et descend sensiblement plus bas. La surface libre de l'extrémité inférieure est quadrilatère et s'articule avec la poulie astragaliennne.

Le *péroné* est représenté par une très mince tige osseuse, d'une extrême fragilité. Dans son ensemble il décrit une très forte courbe à convexité postérieure et externe. A sa partie supérieure le péroné légèrement renflé présentant une tête aplatie d'avant en arrière, s'articule avec le versant postéro-externe de la tubérosité externe du tibia ; la tête du péroné prend part à la courbure générale de l'os, et décrit une concavité inférieure. Nous avons vu comment le péroné se comporte en bas vis-à-vis du tibia. A son extrémité toute inférieure le péroné se termine par une saillie très volumineuse, la *malléole externe* qui complète la mortaise tibio-péronière.

4° *Rotule*. — La rotule est aplatie d'avant en arrière de forme triangulaire à base supérieure, elle s'articule avec la trochlée fémorale, et sa pointe descend un peu plus bas que les plateaux tibiaux.

5° *Squelette du pied* (Fig. 14). — Le tarse est formé de 7 os, qui ne présentent aucun caractère particulier. L'*astragale* possède un corps, un col, et une tête. Le corps est articulaire par sa face supérieure et ses faces latérales, il s'emboîte dans la mortaise tibio-péronière ; la surface articulaire en forme de poulie est très allongée et se prolonge jusque sur la face supérieure du col. Le col est particulièrement long et il se porte très fortement *en avant et en dedans*, il n'est pas rectiligne mais décrit une courbe à concavité interne, nette surtout si on l'examine au niveau de son bord interne épais, alors que son bord externe est mince. La tête s'articule avec le scaphoïde, elle présente à étudier deux champs bien nettement séparés par une crête verticale mousse. Le champ externe regarde presque directement en dedans et un peu en avant ; cette disposition est en rapport avec l'incurvation du scaphoïde.

Le *calcaneum* est très long, sa partie postérieure, rétro-arti-

culaire est particulièrement longue. La petite apophyse ou *sustentaculum tali* est également très développée et la gouttière creusée sur la face interne du calcanéum est de ce fait très profonde. Par la partie antérieure de sa face supérieure le calcanéum s'articule avec la face inférieure de l'astragale mais le calcanéum débordé en dehors l'astragale et entre les deux os se trouve une profonde cavité le *sinus tarsi*. Le calcanéum s'articule en avant avec le *cuboïde* creusé à sa face inférieure d'une gouttière. De l'angle postérieur et interne du cuboïde se détache une apophyse courte et sessile qui s'engage sous la tête de l'astragale. La tête de l'astragale s'articule avec le scaphoïde qui par suite du déjètement en dedans du col astragalien se trouve faire une saillie assez forte sur le bord interne du pied. De plus le scaphoïde est, si on le considère par sa face postérieure, fortement incurvé. Cette face regarde en arrière et en dehors elle est divisée par une crête à peine appréciable en deux champs qui répondent aux deux champs de la tête astragalienne. — Les trois *cunéiformes* sont en avant du scaphoïde, le deuxième très nettement en retrait sur les deux autres, ce qui fait que nous retrouvons ici la disposition qui existe dans l'articulation de LISFRANC humaine. Normalement chez la souris un plan sagittal rasant la face interne du corps de l'astragale laisse en dedans de lui la moitié interne de la tête de l'os, les deux tiers internes du scaphoïde, les deux premiers cunéiformes et la moitié du troisième, il atteint le troisième métatarsien.

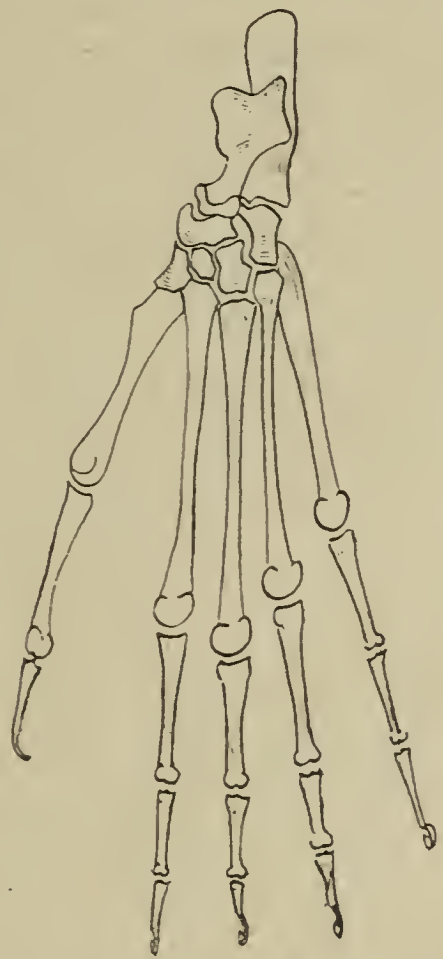


Fig. 14. — Squelette du pied.

Les *métatarsiens* au nombre de cinq sont très allongés, c'est le troisième qui semble le plus long, il présente 5 millimètres $1/2$ à 6 millimètres (le tarse dans sa plus grande longueur n'a que de 4 millimètres $1/2$ à 5 millimètres de long) il est rectiligne. Le deuxième et le quatrième métatarsiens ne s'étendent pas aussi loin en avant, la tête de l'un et de l'autre reste un demi-

millimètre ou un millimètre en arrière de celle du troisième. Mais par suite de la disposition de l'articulation de LISFRANC et par suite de l'enclavement de la base du deuxième métatarsien, la longueur absolue de cet os est la même que celle du troisième. Les deuxième et troisième métatarsiens décrivent une courbe à concavité dirigée vers la périphérie du pied. Le cinquième métatarsien rectiligne ne mesure que 4 millimètres de long il se prolonge en arrière par une apophyse styloïde assez longue. Le premier métatarsien plus trapu et plus écarté des autres est long de 3 millimètres ou 3 millimètres $\frac{1}{2}$, quelquefois 4 millimètres.

Les *phalanges* ne présentent rien de spécial; elles sont au nombre de trois pour chacun des quatre derniers orteils, au nombre de deux pour le gros orteil. La première phalange est longue de deux millimètres environ, la deuxième ne dépasse guère un millimètre, quant à la troisième très réduite, longue de un demi-millimètre environ elle présente une forme de griffe.

2. — Myologie

Pour que l'étude des muscles du membre abdominal soit aussi complète que possible, nous envisagerons ces muscles dans l'ordre dans lequel ils se présentent au cours de la dissection, ce qui nous permettra d'étudier non seulement le muscle en lui-même mais aussi les rapports qu'il présente avec les formations voisines. Nous envisagerons d'abord la région fessière et la face externe de la cuisse, et nous trouverons trois couches superposées au niveau de la fesse et deux couches au niveau de la cuisse. Retournant la préparation nous disséquons les trois couches de la face interne de la cuisse, puis nous étudierons les muscles de la loge antérieure c'est-à-dire le quadriceps fémoral. Au niveau de la jambe nous trouverons trois couches successives sur la face postérieure, une seule sur la face externe. A la plante du pied nous décrirons successivement les trois plans et nous verrons en un seul plan sur la face dorsale, le pédieux et les tendons qui viennent de la région jambière.

1° Fesse et face externe de la cuisse

Première couche : Tenseur du « fascia lata », grand fessier (Fig. 2, 5, 9, 15, 16). — Les deux muscles réunis forment un deltoïde fessier très net, le grand fessier prenant de beaucoup la plus grande part à la constitution de ce plan musculaire ; le tenseur du *fascia lata* très variable suivant les sujets pouvant ne prendre qu'une part infime à cette constitution.

A. Le *grand fessier* prend origine sur le bord antérieur de l'os iliaque épaissi et déjeté en dehors, il prend origine sur presque toute la longueur de ce bord ne laissant libre que l'extrémité toute antérieure de l'os ; à l'extrémité postérieure de ce bord osseux, le muscle se fixe sur la colonne vertébrale, au niveau de la ligne médiane postérieure, recouvrant la masse des muscles spinaux ; il déborde en arrière l'articulation du bassin et de la colonne et gagne les vertèbres coccygiennes. L'origine du muscle sur la colonne n'atteint pas en général une ligne transversale menée par le point le plus saillant de l'un et l'autre ischion. Le grand fessier a une forme triangulaire, sa base est rectiligne dans tout le segment postérieur qui répond à la colonne, dans le segment antérieur qui répond à l'origine iliaque, elle est convexe en avant. Le bord antérieur rectiligne est oblique en bas en arrière, d'abord en rapport avec le tenseur du *fascia lata*, il croise ensuite la direction de la face externe du quadriceps fémoral. Ce bord antérieur est masqué chez presque tous les sujets par une grosse masse adipeuse facile du reste à détacher. Le bord postérieur, rectiligne, très légèrement oblique en bas en avant, est en rapport intime avec le bord antérieur du biceps fémoral. L'angle postérieur et supérieur du grand fessier recouvre la partie antérieure du biceps, et au-dessous les deux muscles sont au contact, un interstice cellulaire très net apparaît dès que l'aponévrose de recouvrement commune a été enlevée. Le sommet du grand fessier répond à son insertion. Les fibres viennent se jeter sur un tendon qui apparaît sur la face externe du muscle, le tendon s'enfonce entre le quadriceps fémoral en avant et le biceps en arrière et va se fixer sur la crête fessière. Le tendon se fixe sur

toute la hauteur de la crête fessière, les fibres postérieures nées de la colonne coccygienne se fixent le plus haut, les fibres les plus antérieures venues de l'os iliaque se fixent le plus bas ; le tendon fort et puissant s'attache au bord libre de la crête fessière ne débordant pour ainsi dire pas sur sa face antérieure et recouvrant au contraire presque toute sa face postérieure. L'ensemble du muscle est très mince il est à peu près impossible à

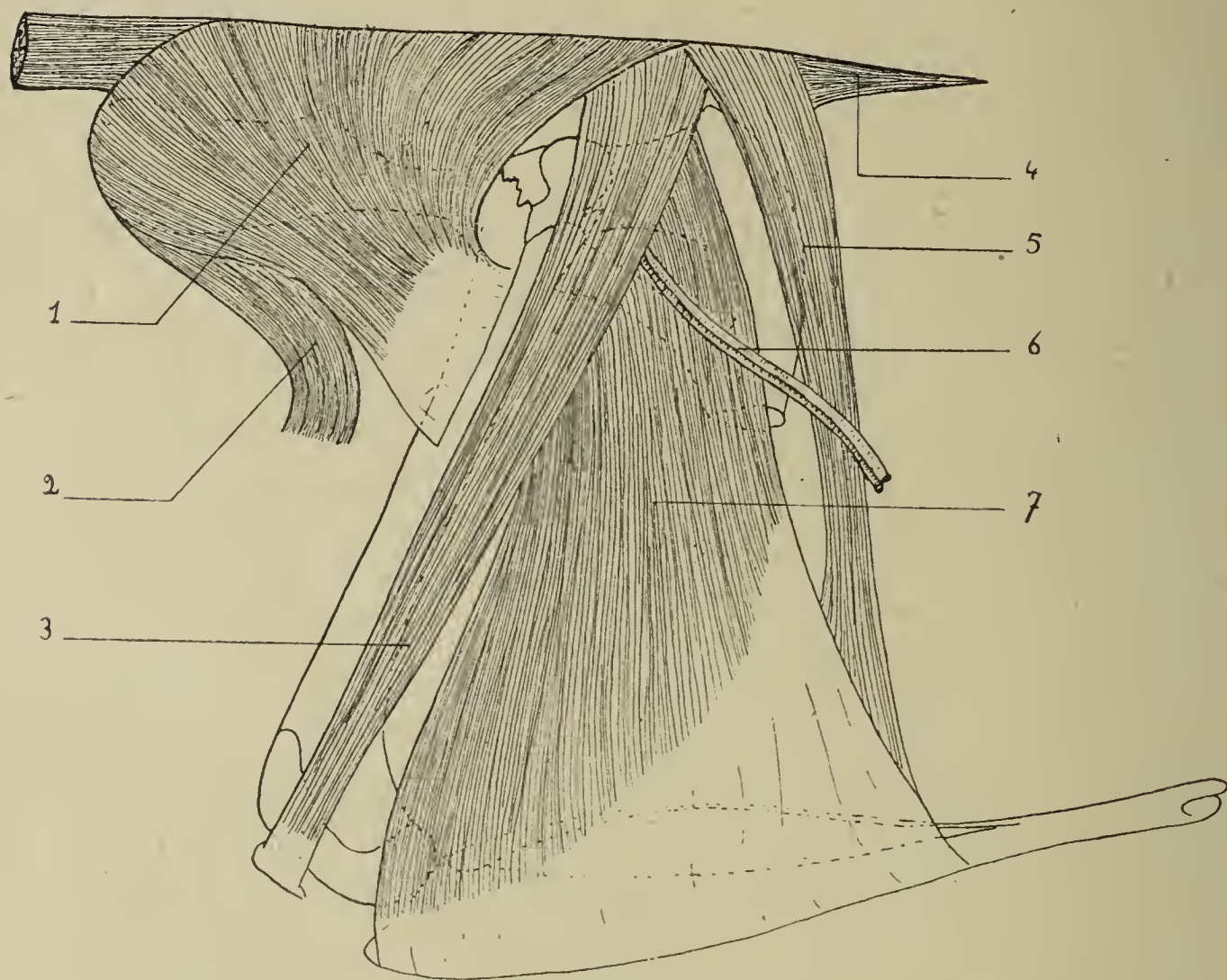


Fig. 15. — Première couche musculaire de la fesse et de la face externe de la cuisse. — 1. Grand fessier. — 2. Tenseur du fascia lata — 3. Biceps (chef superficiel) — 4. Muscles spinaux. — 5. Demi-tendineux. — 6. Paquet vasculaire. — 7. Biceps (chef profond).

voir à l'œil nu, dans ces conditions on le prend généralement pour une simple lamelle aponévrotique de recouvrement. Son épaisseur et sa constitution varient dans les diverses régions ; il est plus épais dans sa moitié antérieure, dans sa moitié postérieure il contient de nombreuses fibres aponévrotiques. Le fait est signalé très complètement par ALEZAIS. « Le plus souvent une portion de la surface du deltoïde fessier s'atrophie et devient fibreux. Chez l'homme c'est la portion moyenne. Chez

les rongeurs c'est la partie supérieure ou rachidienne du deltoïde fessier, celle qui forme le grand fessier de l'homme qui devient fibreuse ».

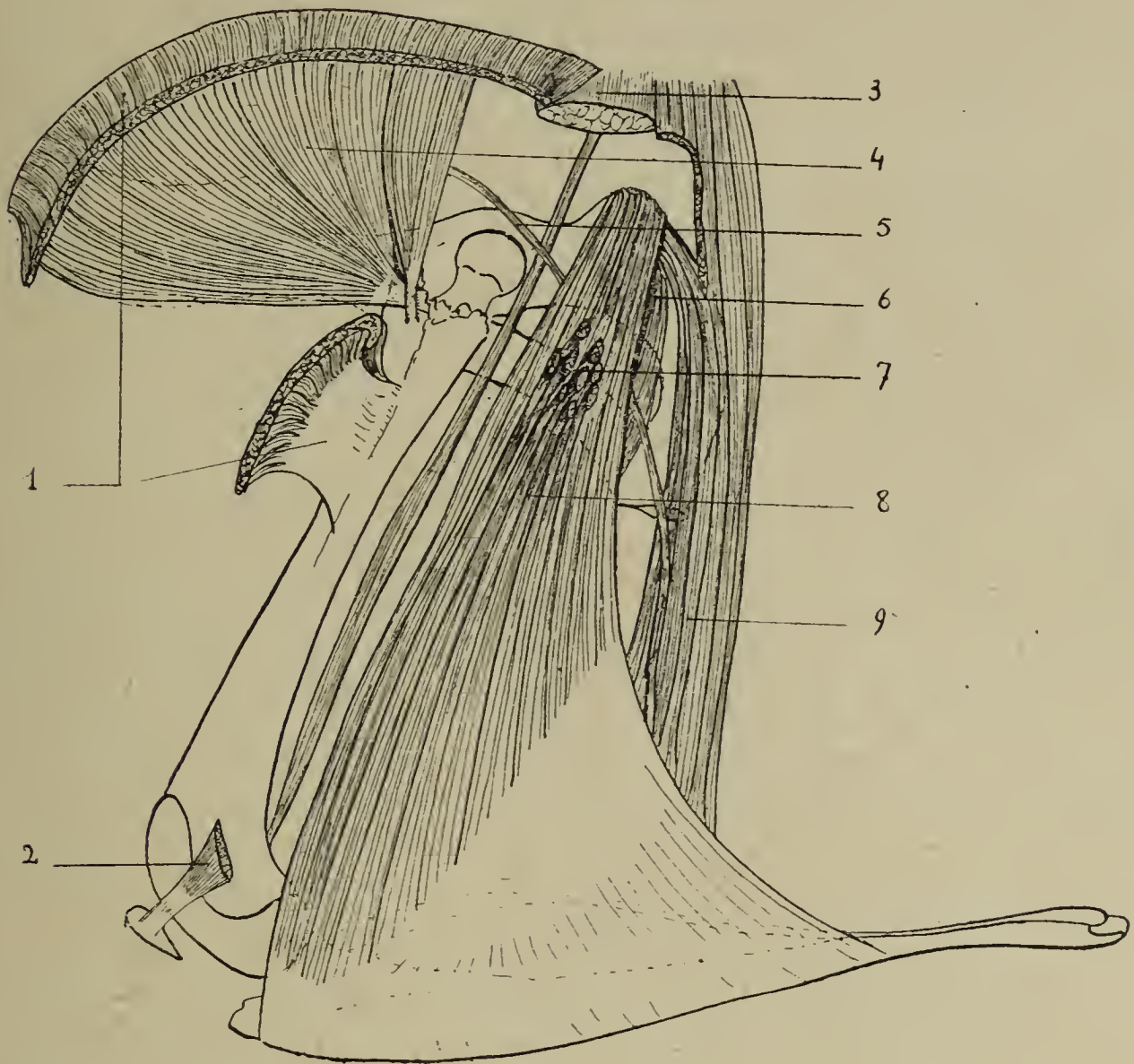


Fig. 16. — Deuxième couche musculaire de la fesse et de la face externe de la cuisse. — 1. Grand fessier. — 2. Biceps (chef superficiel). — 3. Biceps (chef superficiel). — 4. Moyen fessier. — 5. Nerf sciatique. — 6. Demi-membraneux. — 7. Coupe des fibres allant au chef superficiel. — 8. Biceps (chef profond). — 9. Demi-tendineux.

B. *Tenseur du « fascia lata »*. — Le tenseur du *fascia lata* est essentiellement variable suivant les sujets, dans quelques cas il est impossible à isoler ; dans d'autres cas, non rares, on voit seulement quelques fibres arciformes se détacher de la partie supérieure du bord antérieur du grand fessier et aller se perdre sur la face antérieure de l'aponévrose fémorale. Chez certains sujets le muscle est plus développé et on peut voir les fibres formant un plan continu masquer la moitié supérieure

de la face externe du quadriceps fémoral ; les fibres allant jusqu'à la rotule ne sont pas constantes.

C. *Biceps fémoral* (Fig. 2, 5, 11, 15, 16, 23) — Le biceps est une longue bande musculaire aplatie descendant sur toute la hauteur de la face externe de la cuisse. Il naît par deux chefs un superficiel et un profond. Le chef superficiel recouvre le chef profond seulement à la partie supérieure, à la partie inférieure, les deux chefs se mettent sur le même plan.

Le *chef superficiel* naît de la ligne des apophyses épineuses des vertèbres caudales recouvert en avant par l'angle postérieur et supérieur du grand fessier, l'origine dépasse nettement en arrière la ligne transversale menée par le point culminant des deux ischions. Les fibres accolées entre elles forment une lame charnue aplatie qui se porte en bas et en avant vers la rotule, la lame charnue devient de plus en plus étroite au fur et à mesure qu'elle approche de sa terminaison. Le chef superficiel s'insère par un petit tendon, simple liséré, qui apparaît sur la face externe du muscle. Il se fixe au bord externe de la rotule ; les fibres les plus profondes du tendon se séparent du plan superficiel et vont se fixer sur la partie antérieure de la face cutanée du condyle externe. Avant de s'insérer sur le squelette la face profonde du chef superficiel adhère à la face externe du quadriceps représenté là par le vaste externe.

Le *chef profond* naît de la face externe de l'ischion directement par des fibres charnues, sur un petit champ triangulaire à base inférieure répondant au sommet de l'angle de l'ischion. Les fibres forment un corps charnu particulièrement épais, il peut en imposer si on ne l'étudie qu'en surface et laisser croire qu'au contraire il n'a pas une grande épaisseur car superficiellement il est aplati, et il est mince au niveau de ses bords. Le muscle se porte en s'épanouissant en éventail vers la face externe de la jambe. Les fibres charnues du chef profond se jettent sur une lame aponévrotique très mince qui passe sur la face externe du muscle jumeau externe, recouvrant le muscle très bas jusqu'à l'origine du tendon d'Achille (l'union du corps charnu et du tendon d'Achille se faisant à peu près à la jonction des trois quarts supérieurs et du quart inférieur de la jambe). La lame aponévrotique très mince sur presque toute

son étendue gagne la ligne médiane antérieure où elle se fixe sur le sommet de la crête tibiale, sommet qui est recourbé en dehors; à ce niveau la lame aponévrotique du biceps adhère à l'aponévrose jambière. La partie toute supérieure de la lame aponévrotique est très forte et cela sur une hauteur de deux millimètres tout au plus, par sa partie supérieure cette lame épaissie se fixe sur la tubérosité externe du tibia, juste en avant de l'extenseur commun des orteils. Des fibres charnues unissent la face profonde du chef superficiel à la face superficielle du chef profond rendant la dissection difficile; de plus le bord inférieur du chef superficiel un peu avant que de croiser la face externe de l'articulation du genou est au contact immédiat du bord supérieur du chef profond et les deux chefs sont là fortement unis. Tout en haut le plan profond est masqué complètement par le chef superficiel, rapidement il s'en dégage, se portant obliquement en bas en avant. Des vaisseaux émergent de l'interstice qui sépare les deux chefs à l'union du quart supérieur et des trois quarts inférieurs, ces vaisseaux descendent obliques en bas et en arrière sur la face superficielle du chef profond devenu sous-cutanée, au bord postérieur du muscle les vaisseaux reposent sur la face superficielle du demi-tendineux.

D. *Demi-tendineux* (Fig. 2, 15, 16, 20). — Le muscle demi-tendineux n'appartient que par sa partie supérieure à la couche superficielle de la face externe de la cuisse, dans la partie inférieure de son trajet, il passe à la face interne du membre et nous le retrouverons en étudiant les dissections de la face interne de la cuisse. Le demi-tendineux naît par deux chefs comme le biceps : un vertébral, un ischiatique; pour voir l'origine du chef ischiatique, il faut sectionner le chef vertébral. *Le chef superficiel* ou vertébral est beaucoup plus étroit que le chef vertébral du biceps. Il naît de la ligne des apophyses épineuses recouvrant la partie postérieure du biceps et le débordant en arrière. Les fibres parallèles entre elles forment une lame charnue mince, aplatie, rubannée qui se porte en bas et un peu en arrière, contournant le bord postérieur du biceps et gagnant la face interne de la cuisse, sur laquelle elle se porte en bas en avant. Le demi-tendineux contourné ainsi en décri-

vant une courbe à concavité antérieure, le bord postérieur de la cuisse. Par son bord antérieur il répond au bord postérieur du biceps dont il n'est séparé que par un interstice celluleux et par une traînée graisseuse, par son bord postérieur il répond aux téguments. Sa face superficielle également cutanée est croisée par les vaisseaux qui ont apparu entre les deux chefs du biceps. Le *chef profond* ou ischiatique naît directement par des fibres charnues sur la face externe de l'ischion, au dessous de l'origine du biceps. Le champ d'origine du demi-tendineux est moins étendu que le champ d'origine du biceps, il ne répond qu'à la partie postérieure du bord inférieur de ce dernier. Les fibres du chef ischiatique forment un petit corps charnu aplati qui se jette tout de suite sur la face profonde du chef superficiel.

Quittant la face externe de la cuisse, et gagnant sa face interne, le muscle s'épanouit en une mince lame aponévrotique qui s'étale en éventail, croise la face profonde de la jambe et vient se fixer sur le versant interne de la crête du tibia, tout près de son bord libre presque au contact du biceps ; cette insertion est moins étendue que celle du biceps et ne se fait qu'au-dessus de la partie moyenne de la crête. Dans sa partie terminale le bord antérieur du demi-tendineux répond au bord postérieur du demi-membraneux dont il est séparé par un petit espace triangulaire à base inférieure.

2^e couche. — La deuxième couche musculaire est constituée en haut par le muscle moyen fessier, en bas par les chefs profonds du biceps et du demi-tendineux que nous avons été obligé d'étudier avec la couche superficielle.

A. *Moyen fessier* (Fig. 2, 16, 17, 18). — Le muscle moyen fessier est entièrement caché par le grand fessier qui le déborde en haut et en bas ainsi qu'en avant et en arrière. Le moyen fessier naît en avant sur l'os iliaque, il se fixe le long du bord antérieur de l'os juste en dedans de l'origine du grand fessier, plus en arrière il naît de l'aponévrose de recouvrement des muscles spinaux, gagnant par son intermédiaire la ligne des apophyses épineuses. Toutes les fibres convergent vers le bord externe du grand trochanter constituant un muscle de forme grossièrement triangulaire à base supérieure et antérieure ; base

rectiligne ou presque dans ses deux tiers postérieurs qui répondent à la ligne médiane, base convexe en avant dans son tiers antérieur qui répond à la crête iliaque. Le bord postérieur du muscle est presque vertical ; d'après ALEZAIS il répond à une ligne transversale passant par le grand trochanter. Le bord n'est séparé que par un petit interstice cellulaire du bord antérieur du muscle ischio-condylien. Au niveau de sa partie moyenne on voit le nerf grand sciatique émerger de la profondeur. Le bord antérieur et inférieur est légèrement oblique en bas et en arrière, se rapprochant beaucoup de l'horizontale il croise la face externe du muscle quadriceps. On peut diviser le muscle

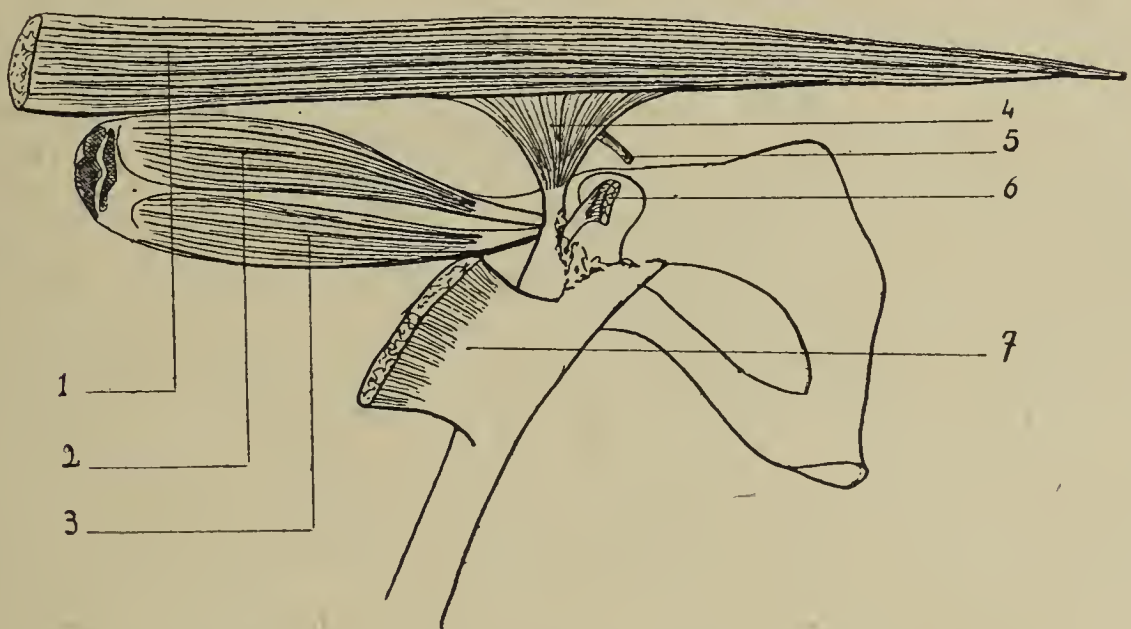


Fig. 17. — Troisième couche musculaire de la fesse. — 1. Muscles spinaux. — 2. Petit fessier. — 3. Scansorius. — 4. Pyramidal. — 5. Nerf sciatique. — 6. Moyen fessier. — 7. Grand fessier.

en deux faisceaux, un faisceau antérieur volumineux représentant la presque totalité du muscle, les fibres obliques en bas en arrière viennent se fixer par un tendon assez fort sur la face externe très étroite du grand trochanter, l'insertion du tendon recouvre la presque totalité de cette face, descendant dans quelques cas jusqu'au contact des insertions du grand fessier. Les fibres charnues abordent le tendon par sa face antérieure et inférieure. Le faisceau postérieur est petit et très grêle, il est formé de fibres presque verticales qui en haut recouvrent les fibres postérieures du faisceau antérieur ou faisceau principal ; les fibres du faisceau postérieur vont se jeter sur la face postérieure et supérieure du tendon terminal du faisceau principal.

Dans quelques cas, les fibres du faisceau postérieur possèdent un tendon propre, celui-ci très grêle croise la face superficielle du tendon du faisceau antérieur et va s'insérer à la face externe du grand trochanter juste au-dessous du tendon principal.

B. *Plan profond du biceps*. — Vu avec la couche superficielle.

C. *Plan profond du demi-tendineux*. — Vu avec la couche superficielle.

3^e couche. — La troisième couche musculaire est constituée en haut au niveau du bassin par le pyramidal, le petit fessier et le scansorius, en bas au niveau de la cuisse par le muscle demi-membraneux et le muscle ischio-condylien, ce dernier dépendant du grand adducteur.

A. *Pyramidal du bassin* (Fig. 17 et 18). — ALEZAIS décrivant le pyramidal s'exprime ainsi : « Chez *Mus musculus*, disposition générale chez les myomorphes, le pyramidal est soudé, corps charnu et tendon au petit fessier ». Dans un assez grand nombre de cas nous avons pu séparer assez aisément le muscle du petit fessier. Le pyramidal est représenté par une très mince lame triangulaire à base supérieure vertébrale à sommet inférieur trochantérien. L'origine se fait à la face antérieure de la colonne vertébrale directement par des fibres charnues parallèles entre elles, elles apparaissent au bord externe de la masse des muscles spinaux tendus longitudinalement. Le bord antérieur du muscle est assez fortement oblique en bas en arrière ; son bord postérieur est presque vertical, très légèrement oblique en bas et en avant. L'insertion se fait par un petit tendon sur la partie supérieure de la face externe, très étroite, du grand trochanter, au-dessus et en avant de l'insertion du moyen fessier et encadrée en arrière et en bas par elle. La face superficielle du muscle est entièrement cachée par le moyen fessier. La face profonde recouvre la partie postérieure du petit fessier et du scansorius. Le nerf sciatique apparaît au bord postérieur du pyramidal, il se coude tout de suite pour devenir descendant, juste derrière le grand trochanter.

B. *Petit fessier* (Fig. 2, 17 et 18). — Le petit fessier est un muscle peu volumineux, presque fusiforme, il se porte en arrière et légèrement en bas, il repose sur la partie supérieure de la face externe de l'aile iliaque. L'origine est très étendue sur la

face externe de l'os, elle se fait sur presque toute la surface du champ limité en haut par le bord supérieur de l'os, et en bas par la ligne horizontale qui traverse la face externe de l'aile iliaque ; la partie postérieure du champ est seule libre et non recouverte par les attaches charnues. Le muscle va s'insérer par un tendon arrondi sur la partie supérieure du bord antérieur du grand trochanter, immédiatement au-dessus et en avant du tendon du pyramidal. Le tendon du petit fessier se continue

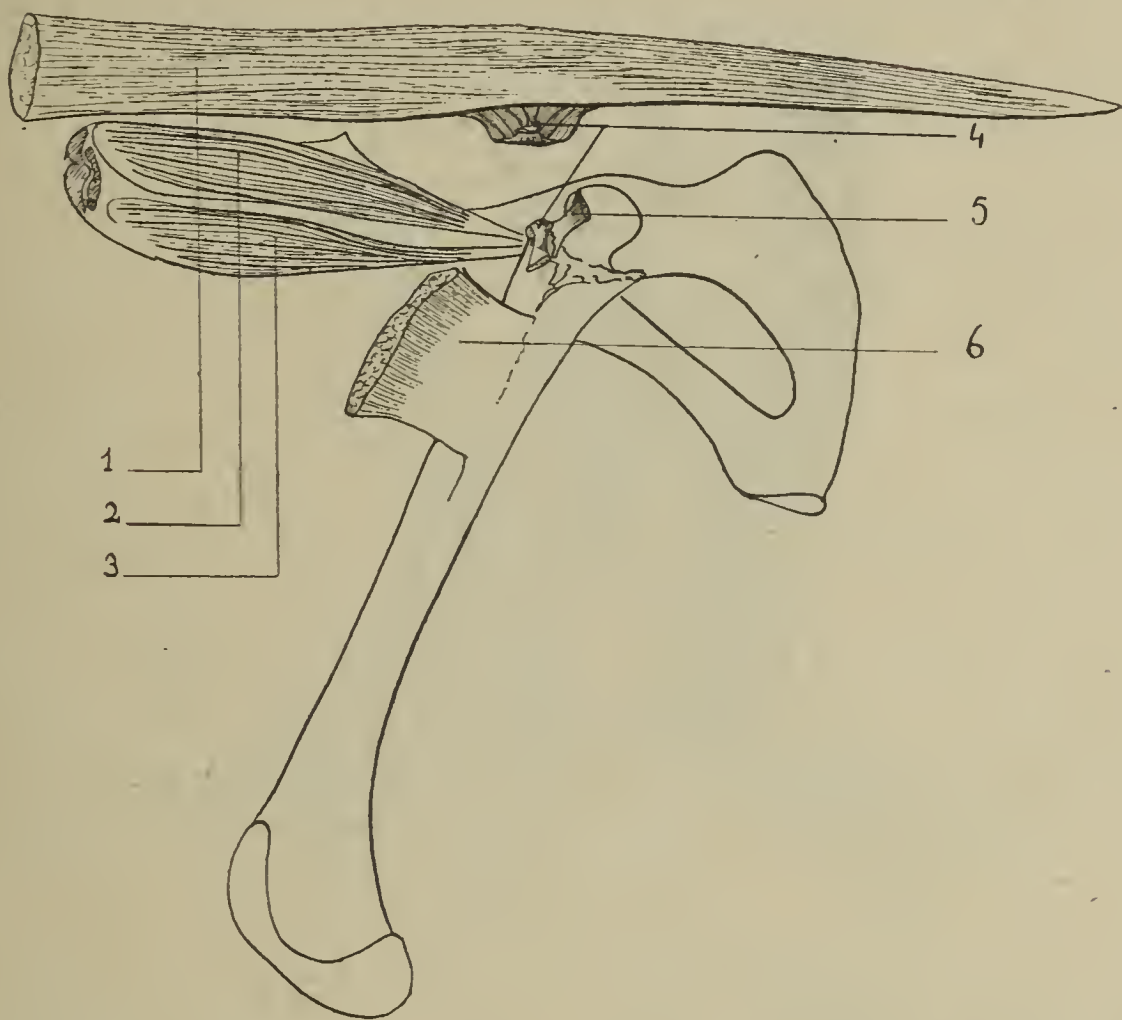


Fig. 18. — Quatrième couche musculaire de la fesse. — 1. Muscles spinaux. — 2. — Petit fessier. — 3. Scansorius. — 4. Pyramidal. — 5. Moyen fessier. — 6. Grand fessier.

par une lame placée de champ dans l'épaisseur du muscle ; le bord antérieur de cette lame apparaît à la face superficielle. Le bord supérieur du corps charnu est presque parallèle au bord externe de la masse des muscles spinaux, séparé de cette masse par un sillon au niveau duquel on voit, à la partie postérieure, émerger le muscle pyramidal. Le bord inférieur est longé par le scansorius, un petit interstice sépare les deux muscles. La face superficielle est masquée par le moyen fessier

et en arrière par le pyramidal. La face profonde repose sur l'aile iliaque et tout à fait en arrière sur la partie supérieure de la face antérieure de l'articulation coxo-fémorale. Le faisceau postérieur ou faisceau sciatique du muscle décrit par ALEZAIS est tout à fait rudimentaire et réduit à quelques fibres charnues.

C. *Scansorius* (Fig. 2, 17, 18). — Le scansorius ou quatrième fessier est à peu près de même volume que le petit fessier. Il

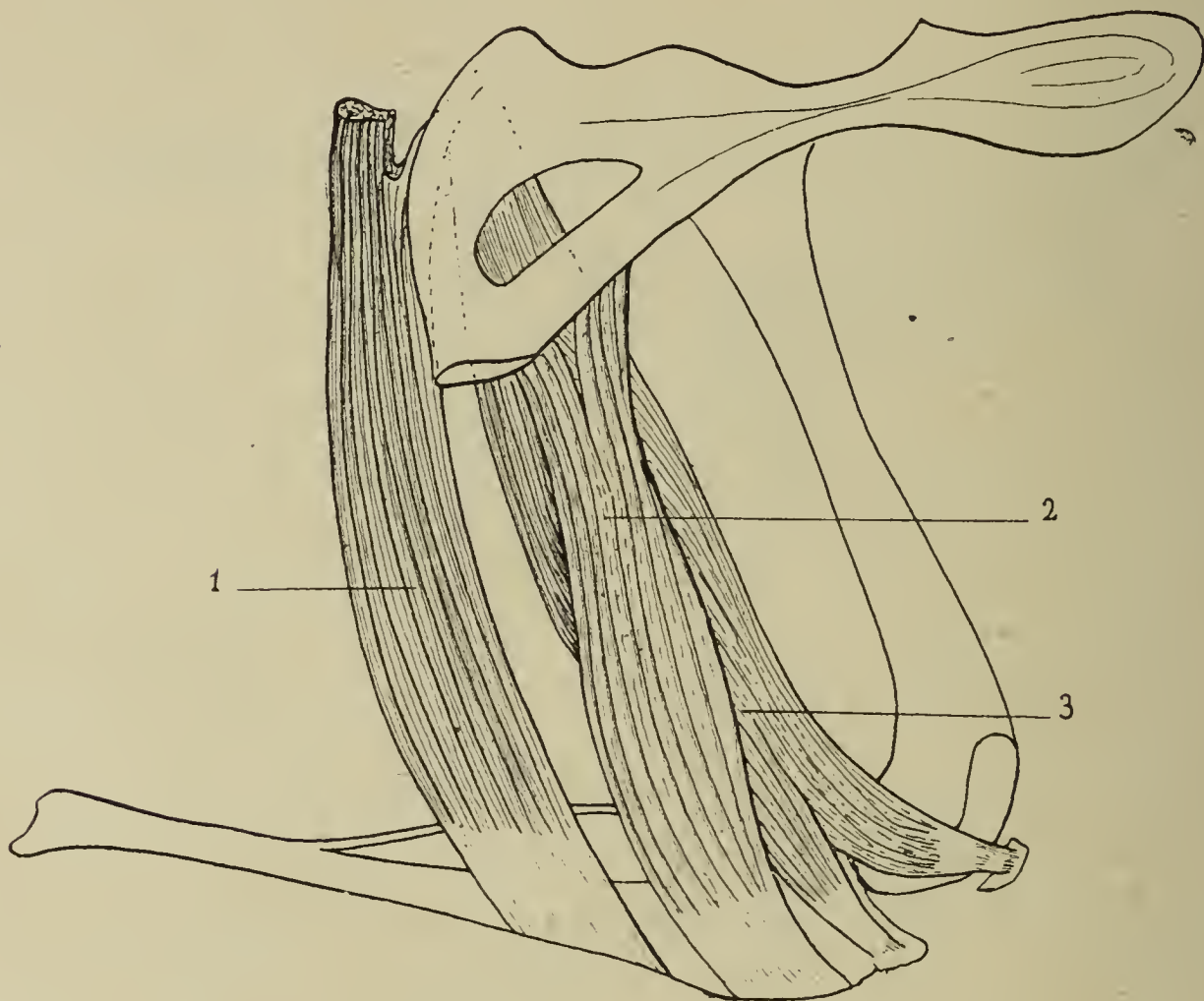


Fig. 19. — Première couche musculaire de la face interne de la cuisse. — 1. Demi-tendineux. — 2. Droit interne. — 3. Demi-membraneux.

est situé au-dessous de ce dernier muscle, il lui est parallèle et présente la même forme. L'origine se fait sur la face externe de l'os iliaque, au niveau du champ limité en haut par la ligne horizontale, en bas par le bord inférieur de l'os ; la partie toute postérieure du champ osseux est seule libre d'implantation de fibres charnues. L'insertion du muscle se fait par un tendon arrondi sur le bord antérieur du grand trochanter, juste au-dessous de celle du petit fessier et à son contact. Le tendon apparaît assez haut sur la face superficielle du muscle ce qui permet dans quelques cas de le séparer aisément du petit

fessier. Un sillon sépare le scansorius du petit fessier ; les deux muscles ont des rapports identiques, mais le scansorius déborde en bas le bord inférieur de l'aile iliaque.

D. *Demi-membraneux* (Fig. 2, 16, 19, 20, 21). — Le demi-membraneux est un muscle aplati et rubanné, il naît de la face externe de l'angle de l'ischion, immédiatement en avant et au-dessous du faisceau profond du demi-tendineux, l'origine se

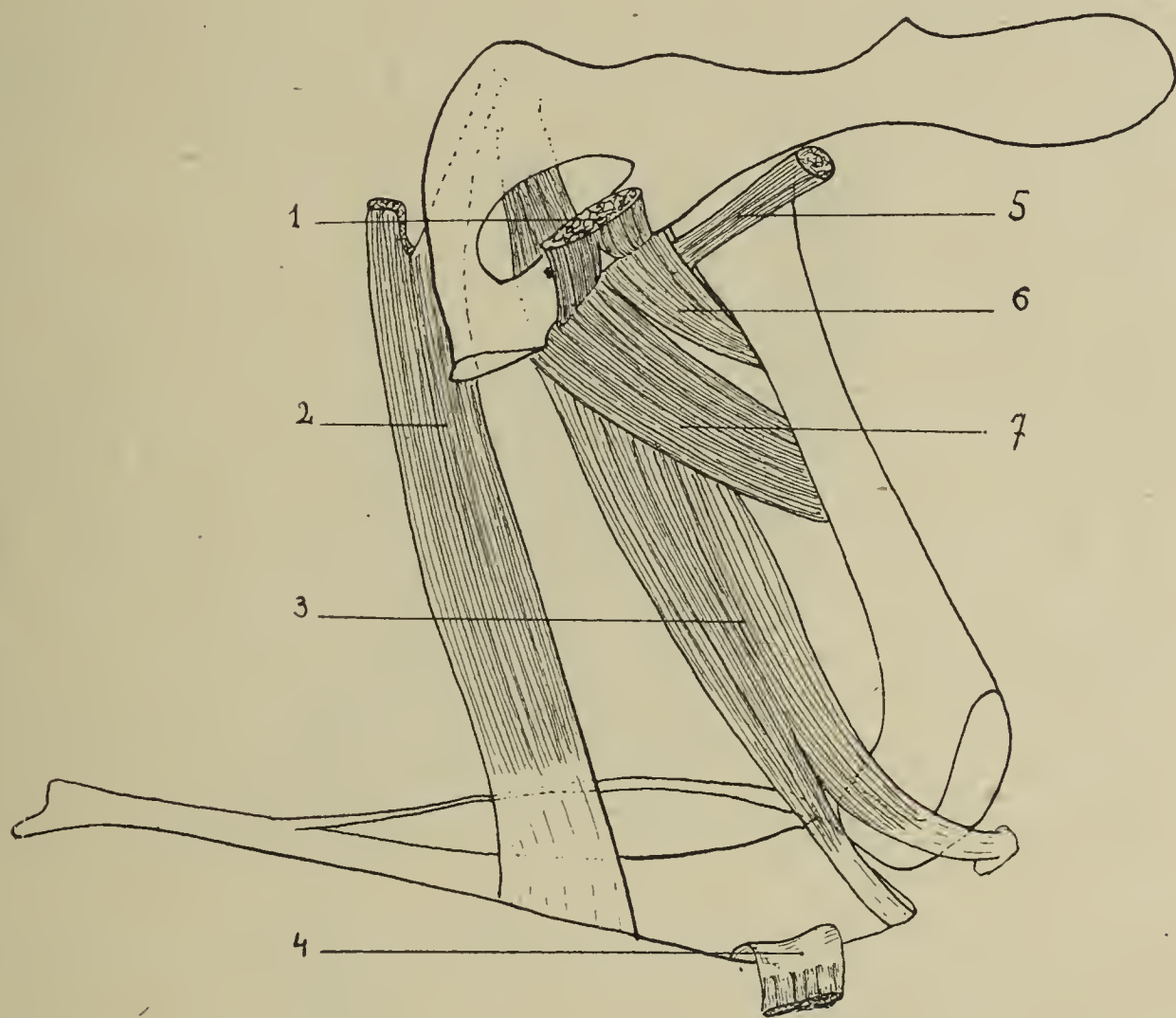


Fig. 20. — Deuxième couche musculaire de la face interne de la cuisse. — 1. Droit interne. — 2. Demi-tendineux. — 3. Demi-membraneux. — 4. Droit interne. — 5. Psoas. — 6. Pectiné. — 7. Moyen adducteur.

prolonge en avant jusqu'au bord antérieur du faisceau profond du biceps se fixant au-dessous de lui, de sorte que le demi-membraneux est plus profond que le biceps. L'origine se fait directement par des fibres charnues, elle ne nous a pas semblé se continuer sur la branche inférieure de l'ischion, disposition qui existerait d'après ALEZAIS. Le muscle se porte en bas et en avant, les fibres sont parallèles entre elles et le demi-membraneux gagne la face interne de la cuisse, croisant la face

interne des muscles de la jambe il atteint l'articulation du genou et se termine par un très court tendon qui se fixe sur la partie toute supérieure de la tubérosité interne du tibia près de l'articulation et sur le bord interne de la rotule. Le bord postérieur du muscle répond au bord antérieur du demi-tendineux, les deux muscles d'abord accolés se séparent en bas limitant un espace triangulaire à base inférieure ; le bord antérieur du

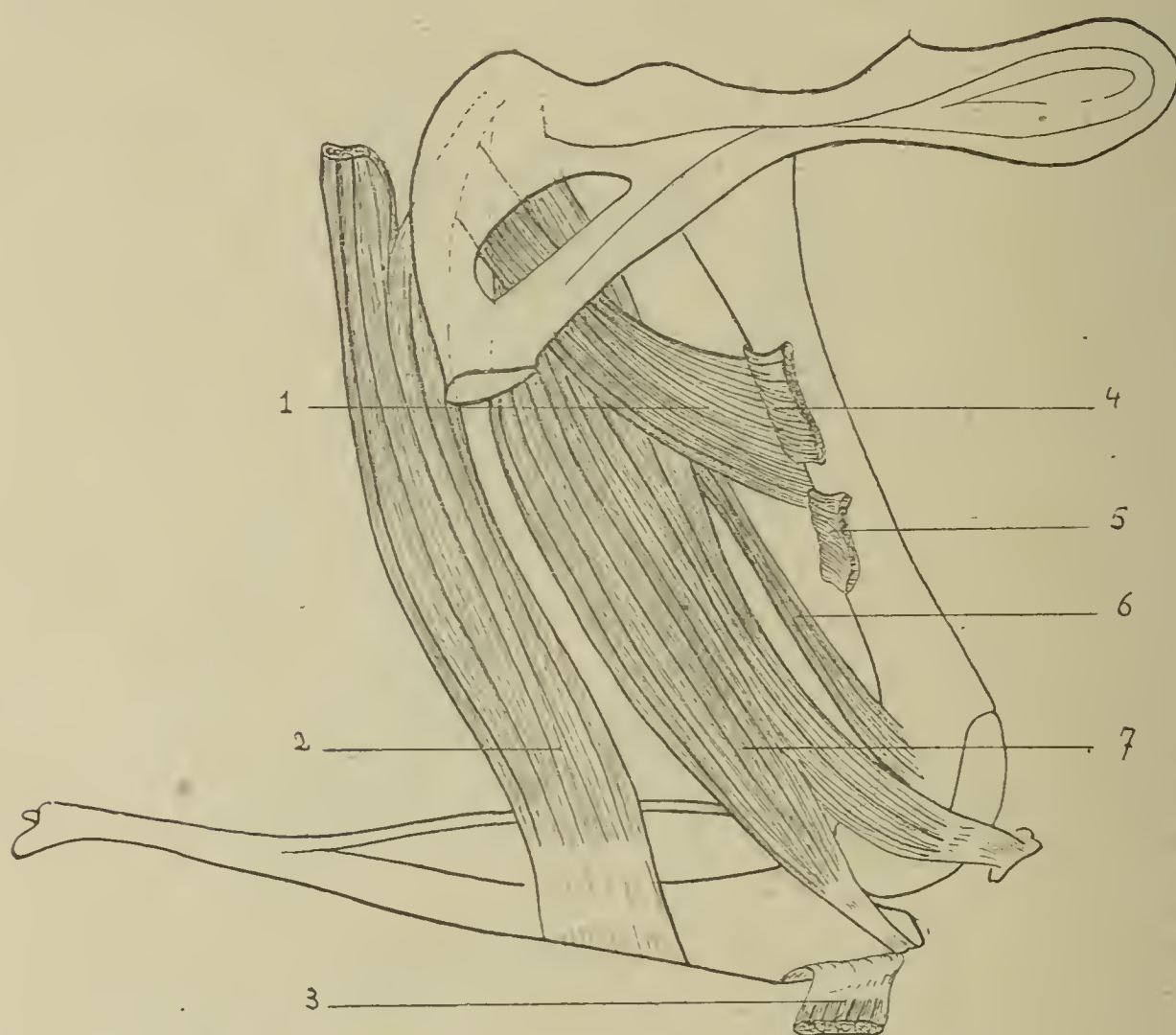


Fig. 21. — Troisième couche musculaire de la face interne de la cuisse. — 1. Grand adducteur. — 2. Demi-tendineux — 3. Droit interne. — 4. Pectiné. — 5. Moyen adducteur. — 6. Ischio-condylien. — 7. Demi-membraneux.

muscle répond aux adducteurs de la cuisse et notamment au faisceau ischio-condylien. La face superficielle est recouverte par le biceps, débordant en arrière le chef profond, la face profonde est croisée par le droit interne qui la sépare des téguments ; le demi-membraneux déborde le droit interne en avant et en arrière.

E. *Ischio-condylien*. — Le muscle ischio-condylien sera étu-

dié avec la face interne de la cuisse en même temps que le groupe des adducteurs.

2^o Face interne de la cuisse

1^{re} couche. — La première couche, ou couche sous-cutanée de la face interne de la cuisse est formée par deux muscles ; le droit interne et le demi-tendineux.

A. *Droit interne* (Fig. 2, 19, 20). — Le droit interne est un muscle aplati, rubanné, il prend origine sur la branche horizontale du pubis, tout près de la crête pectinée commençant à une courte distance de l'éminence ilio-pectinée il s'étend jusque près de la symphyse pubienne. Le corps charnu, formé de fibres parallèles entre elles, se porte en bas en avant donnant naissance à une lame aponévrotique qui va s'insérer sur la crête tibiale, presque à son bord libre, un peu au-dessus du demi-tendineux. La face superficielle du muscle est tapissée par les téguments, sa face profonde masque le demi-membraneux, la partie supérieure du moyen adducteur et du pectiné. Le bord postérieur est écarté du bord antérieur du demi-tendineux par un interstice cellulaire ayant à peu près la même largeur en haut et en bas.

B. *Demi-tendineux.* — Le demi-tendineux a été décrit avec la couche superficielle de la face externe de la cuisse.

2^e couche. — La deuxième couche musculaire que l'on trouve en disséquant la face interne de la cuisse est représentée par le plan superficiel de la masse des adducteurs, c'est-à-dire par le pectiné et le moyen adducteur.

A. *Pectiné* (Fig. 2, 9, 20, 21). — Le pectiné est très épais, de forme triangulaire à sommet fémoral. On ne juge son épaisseur qu'en le sectionnant transversalement. Il prend origine sur la face externe de la branche horizontale du pubis immédiatement au-dessus du droit interne. L'origine débordé en dehors et en avant celle du droit interne, elle atteint l'éminence ilio-pectinée, ce qui fait que la partie postérieure et interne de l'origine est seule recouverte par le droit interne. Les fibres se portent en bas, en avant, en dehors et le muscle va s'insérer par une lame aponévrotique au tiers supérieur de la face postérieure du

fémur non loin du bord interne, presque au contact du vaste interne en dedans, du grand adducteur en dehors, au-dessus du moyen adducteur. Le tendon se fixe sur une ligne de rugosités, mais dans la plupart des cas rien ne rappelle la trifurcation de la ligne âpre. Le bord supérieur du muscle répond à l'os iliaque, le bord antérieur croise la partie terminale du psoas puis longe le vaste interne, lequel masque la partie inférieure du bord antérieur du pectiné. Le bord postérieur longe le bord antérieur du moyen adducteur, s'en écartant un peu à la partie inférieure. La face superficielle (regardant la face interne du membre) est recouverte dans sa moitié postérieure par le droit interne.

B. *Moyen adducteur* (Fig. 2, 9, 20, 21). — Le moyen adducteur constitue une masse charnue très épaisse, aplatie de dehors en dedans, le muscle est légèrement plus large à la partie supérieure qu'à la partie inférieure. Dans son ensemble il se dirige obliquement en bas, en avant, en dehors. L'origine se fait sur la branche horizontale du pubis, dans le prolongement de celle du pectiné, atteignant en dedans la symphyse ; cette origine est au contact de celle du droit interne la débordant souvent un peu en atteignant la symphyse. L'insertion du muscle se fait par une lame aponévrotique à la face postérieure du fémur jusqu'à l'union du tiers moyen et du tiers inférieur, c'est-à-dire au-dessous de l'insertion du pectiné. Le vaste interne est juste en dedans, le troisième adducteur descend un peu le long de l'insertion du moyen adducteur et en dehors d'elle. Le bord antérieur du muscle longe le bord postérieur du pectiné, s'en écartant un peu à la partie inférieure. Le bord postérieur libre croise la direction du demi-membraneux, sa face superficielle est masquée par le droit interne sur presque toute son étendue ; le vaste interne recouvrant le fémur cache la partie terminale du moyen adducteur.

3^e couche. — La troisième couche est formée uniquement par le grand adducteur, car chez la souris il n'y a pas de petit adducteur.

Grand adducteur (Fig. 2, 3, 9, 16, 21, 22). — Le muscle grand adducteur est formé de deux faisceaux ; un faisceau (faisceau interne) se voit nettement à la face interne de la cuisse

après avoir enlevé le pectiné et le moyen adducteur, il est triangulaire à base pelvienne à sommet fémoral. L'autre faisceau (faisceau externe) ne peut être étudié que par la face externe, il appartient à la troisième couche de muscle que l'on rencontre en disséquant le membre par la face externe. Le *faisceau profond* prend origine sur la face externe de la branche ischio-pubienne au-dessous et en arrière de l'origine du demi-membraneux. Le muscle est aplati de dehors en dedans, il devient de moins en

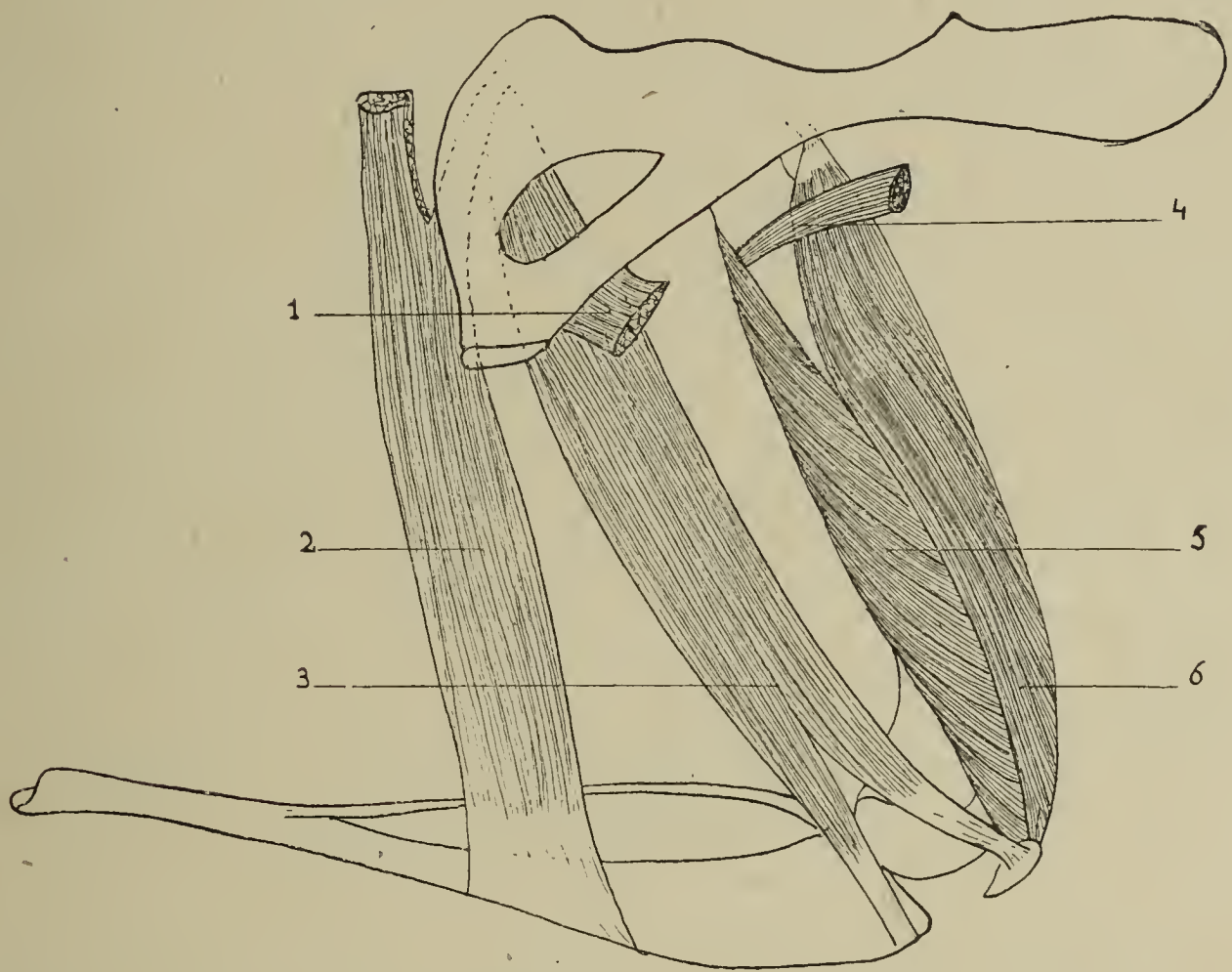


Fig. 22. — Quatrième couche musculaire de la face interne de la cuisse.
1. — Grand adducteur. — 2. Demi-tendineux. — 3. Demi-membraneux. —
4. Psoas. — 5. Vaste interne. — 6. Droit antérieur.

moins large en descendant. Sa direction est du reste peu oblique, il se porte fortement en avant et un peu en bas, ses fibres croisant la direction de tous les autres muscles. L'insertion se fait à la partie supérieure de la face postérieure du fémur tout près de la ligne médiane, en dehors de la partie supérieure de l'insertion du moyen adducteur et le long de l'insertion du pectiné. La face superficielle, c'est-à-dire celle qui regarde la face interne de la cuisse est recouverte presque entièrement par le

pectiné et le moyen adducteur, à la partie supérieure elle glisse entre le cadre du trou obturateur en dedans et le demi-membraneux en dehors. Le bord antérieur, légèrement oblique en bas, en avant est caché par le pectiné, le bord postérieur, se rapprochant beaucoup de l'horizontal, est à la face profonde du moyen adducteur, il croise la direction du demi-membraneux et limite avec lui un petit espace triangulaire, dans cet espace on aperçoit la partie inférieure du second faisceau du troisième adducteur. Le *faisceau superficiel* ou chef ischio-condylien ne se voit bien qu'au cours de la dissection de la face externe de la cuisse. Ce faisceau se présente sous forme d'un petit cordon arrondi. Il naît de la colonne, sous le chef vertébral du biceps, (son nom très impropre vient de ce fait que chez la plupart des rongeurs le muscle vient de l'ischion), arrondi il se porte en bas en avant, en dedans vers la face interne du condyle interne du fémur ; l'insertion se fait tout près du bord postérieur de la face cutanée du condyle. Dans son trajet le chef ischio-condylien longe le bord antérieur du demi-membraneux. Il est masqué sur sa face profonde par le faisceau principal du troisième adducteur et sur sa face superficielle par le chef sacré du biceps. Le nerf sciatique repose sur sa face externe, dès qu'il s'est dégagé du bord postérieur du pyramidal.

3^o Face antérieure de la cuisse

Quadriceps fémoral (Fig. 2, 9, 23). — Le quadriceps fémoral de la Souris est très fortement développé, il entoure la face antérieure du fémur et ses parties latérales d'une épaisse couche musculaire. Le chef crural, seul, n'est pas très développé.

Droit antérieur. — Le droit antérieur, chef médian du quadriceps est situé sur la face antérieure du fémur ; il affecte la forme d'un fuseau plus grêle et plus allongé à la partie supérieure qu'à la partie inférieure. L'origine se fait par un tendon très court et très puissant, ce tendon triangulaire à base supérieure à sommet inférieur se fixe sur le gros tubercule situé à l'extrémité postérieure de la ligne horizontale qui traverse l'aile iliaque. Le tendon engaine la face supérieure et la face inférieure du tubercule. Quelques fibres aponévrotiques se détachent

du bord postérieur du tendon et remontent en avant puis au-dessus de la cavité cotyloïde venant se perdre au contact du bourrelet articulaire de l'articulation coxo-fémorale. Les fibres de ce tendon réfléchi sont comme celles du bourrelet particulièrement blanches, brillantes et nacrées. L'origine du droit antérieur est masquée par le scansorius qui déborde en bas le bord antérieur de l'aile iliaque. Les fibres charnues se détachent

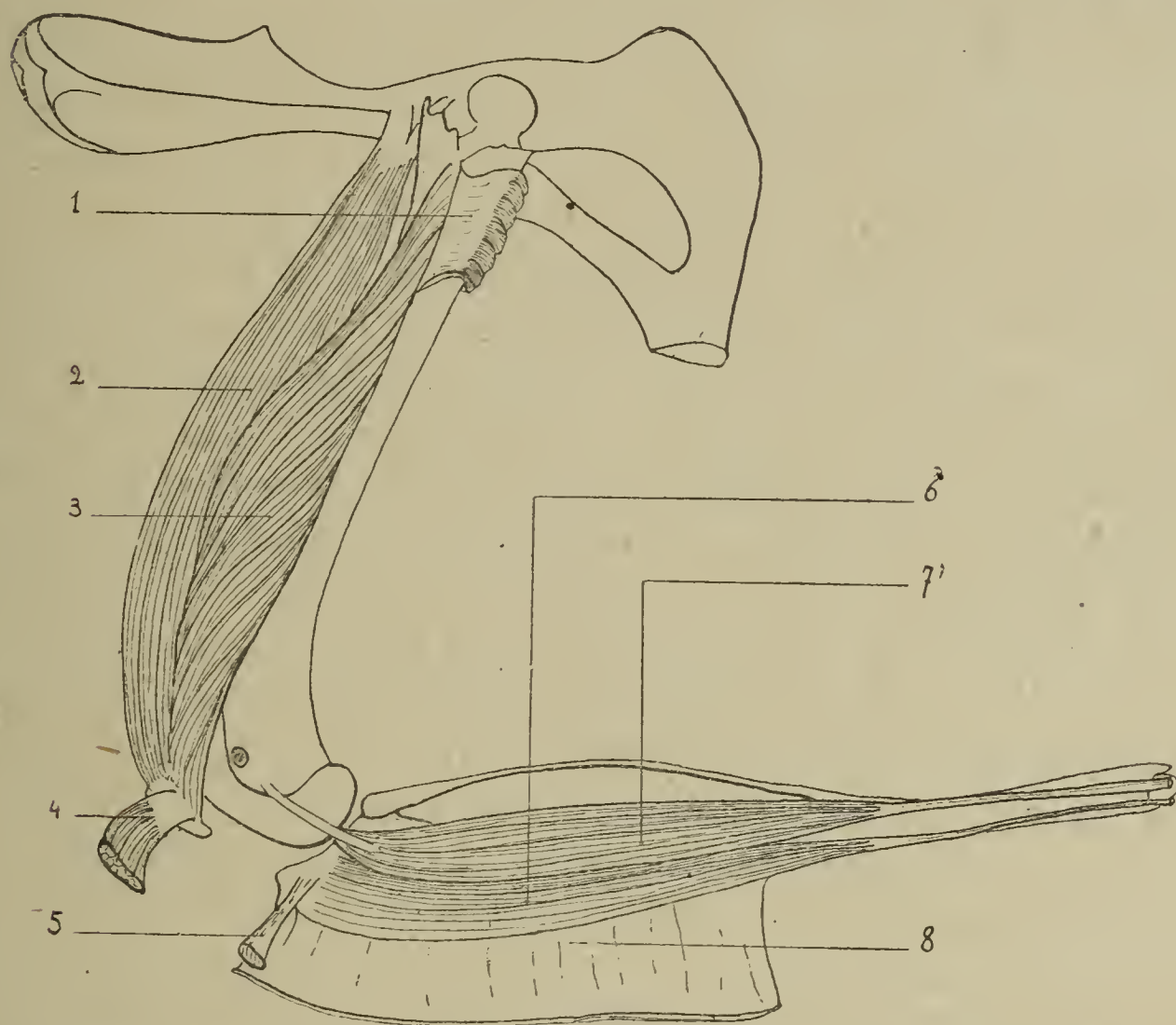


Fig. 23. — Muscles de la loge antérieure de la cuisse. — 1. Grand fessier. — 2. Droit antérieur. — 3. Vaste externe. — 4. Biceps (chef superficiel). — 5. Biceps (chef profond). — 6. Tibial antérieur. — 7. Extenseur commun. — 8. Biceps (chef profond).

des deux bords et du sommet du tendon, elles viennent se jeter sur la face antérieure d'une lame aponévrotique brillante et nacrée qui apparaît à la face profonde du muscle, cette lame vient s'insérer sur le bord supérieur de la rotule, quelques fibres charnues gagnent directement la partie supérieure de la face antérieure de la rotule.

Vaste externe. — Le vaste externe, très épais, est formé de fibres parallèles entre-elles qui s'enroulent autour de la par-

tie externe du fémur. L'origine se fait *haut* sur le fémur. Premièrement, par implantation directe de fibres charnues sur un petit champ allongé obliquement en bas en avant au-dessous du grand trochanter, cette origine encadre la partie inférieure du bord postérieur et le bord inférieur du grand trochanter. Deuxièmement sur un autre petit champ osseux dirigé également en bas et en avant mais situé tout près du bord externe du fémur ; cette deuxième origine vient passer en avant des insertions du grand fessier s'arrêtant à la moitié de la hauteur de cette insertion. Les fibres du vaste externe, parallèles entre elles, se portent en bas et en avant, recouvrant la partie externe du fémur en demi-gouttière ; les fibres les plus antérieures viennent s'appliquer sur le bord externe du droit antérieur, sans recouvrir sa face antérieure. L'insertion se fait par des fibres aponévrotiques sur la partie externe du bord supérieur de la rotule débordant derrière le droit antérieur, l'insertion se prolonge sur le bord externe de la rotule immédiatement en arrière de l'insertion de la lame aponévrotique du chef superficiel du biceps.

Vaste interne. — Le vaste interne situé le long de la partie interne du fémur prend une longue origine linéaire sur la face postérieure du fémur, immédiatement en dedans de l'insertion des adducteurs ; cette insertion descend jusqu'à l'union du tiers inférieur et des deux tiers supérieurs du fémur. Les fibres charnues sont parallèles entre elles, obliques en bas, en avant, elles contournent et recouvrent le bord interne du fémur et atteignent la partie interne du droit antérieur mais ne la recouvrent pas. L'insertion se fait par des fibres aponévrotiques, sur le bord supérieur de la rotule, débordant derrière le droit antérieur et le long du bord interne de la rotule.

Crural. — Aplati, très peu épais, le crural naît sur toute la largeur de la face antérieure du fémur ; remontant très haut, l'origine recouvre toute la moitié supérieure de cette face antérieure. Les fibres parallèles entre elles descendent jusqu'au bord supérieur de la rotule où elles se fixent en arrière des fibres du droit antérieur et des deux vastes. ALEZAIS signale que, chez un certain nombre de rongeurs, le crural se fixe au bord supérieur de la rotule par l'intermédiaire d'une lamelle cartilagineuse prolongeant ce bord.

De la pointe de la rotule et de la partie inférieure de sa face antérieure se détachent des fibres aponévrotiques qui par leur réunion vont former le tendon rotulien. Ce tendon aplati d'avant en arrière, fort et résistant, va s'insérer sur la tubérosité antérieure du tibia.

4^o Face postérieure de la jambe

1^{re} couche. — La couche la plus superficielle de la face postérieure de la jambe est formée uniquement par les deux muscles jumeaux.

Jumeaux (Fig. 9, 24). — Les jumeaux se présentent comme des corps charnus aplatis, plus larges en haut qu'en bas ; ils sont accolés par leur bord axial mais ne se recouvrent pas l'un l'autre, leur bord périphérique atteint le bord de la jambe, ils masquent donc toute la largeur de la couche sous-jacente. En hauteur les jumeaux descendent jusqu'à l'union du tiers inférieur et des deux tiers supérieurs de la jambe, le jumeau interne descendant un peu plus bas que l'externe mais très peu. En haut les muscles cachent la face postérieure de l'articulation du genou. L'origine se fait à la face postérieure de l'extrémité inférieure du fémur dans une petite dépression située juste au-dessus de l'un et l'autre condyle, l'origine se fait par des trousseaux de fibres tendineuses. Les fibres charnues qui font suite à ce trousseau tendineux s'étalent pour constituer le corps musculaire et elles viennent se jeter sur la face antérieure d'une lame aponévrotique apparaissant haut sur la face antérieure du muscle. Les bords axiaux des deux lames sont accolés mais faciles à séparer à l'aide d'une simple aiguille. A l'union du tiers inférieur de la jambe et de ses deux tiers supérieurs les fibres charnues cessent d'exister et les lames aponévrotiques réunies forment le tendon d'Achille. Celui-ci aplati d'avant en arrière vient s'insérer à la face postérieure du calcaneum, se fixant sur les deux tiers inférieurs de cette face. ALEZAIS insiste sur la présence de sésamoïdes dans l'épaisseur du tendon d'origine, les sésamoïdes ne manqueraient que dans de rares espèces de Rongeurs.

2^e couche. — La deuxième couche musculaire de la face pos-

térieure de la jambe est formée par le plantaire grêle et par le soléaire.

A. *Plantaire grêle* (Fig. 9, 25, 28). — Le plantaire grêle est très petit; le corps charnu naît juste en dedans du jumeau

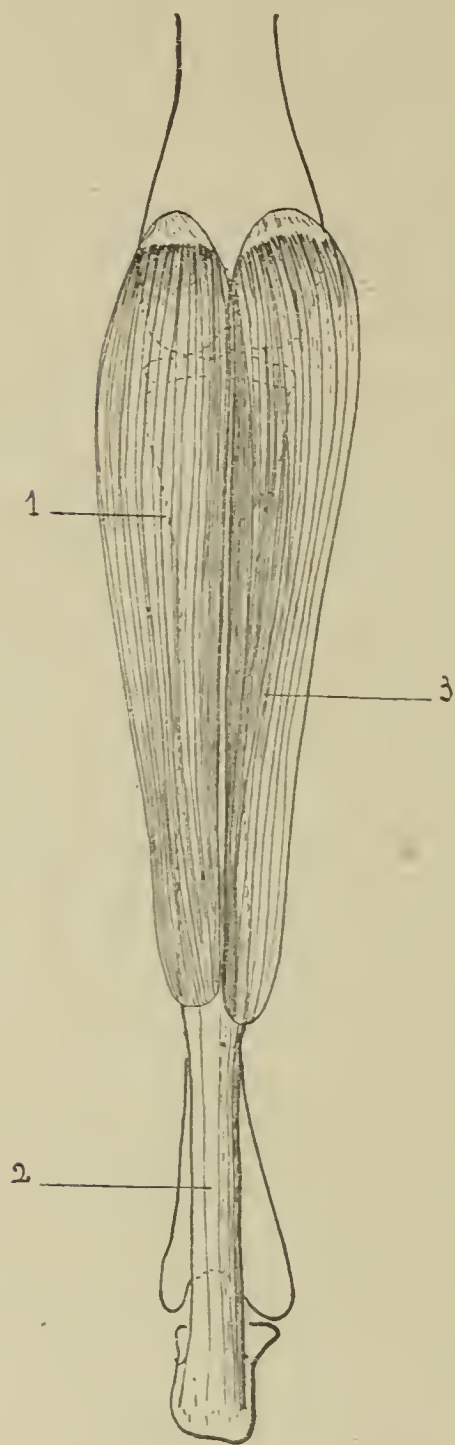


Fig. 24. — Coupe superficielle des muscles de la face postérieure de la jambe. — 1. Jumeau externe. — 2. Tendon d'Achille. — 3. Jumeau interne.

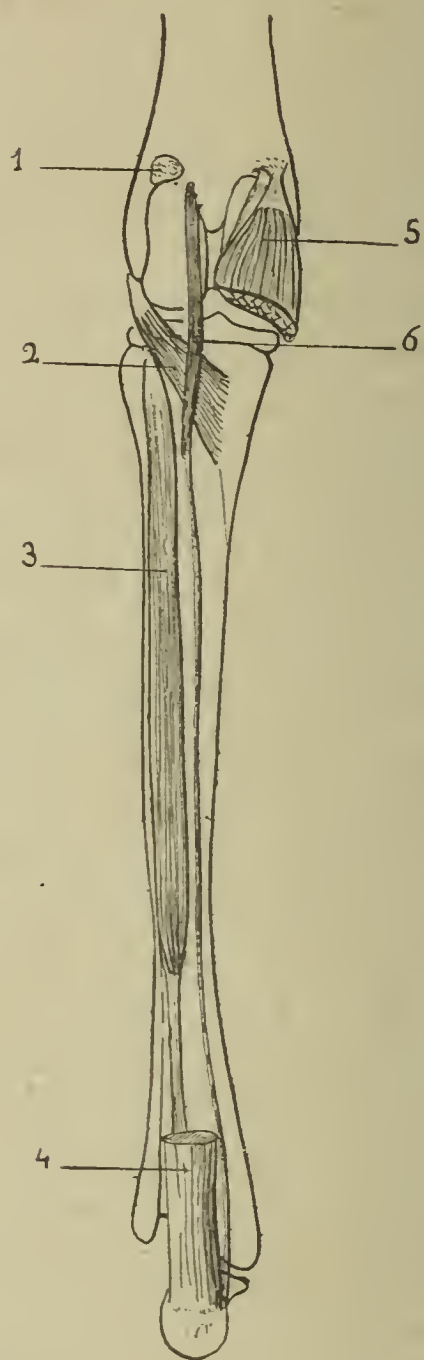


Fig. 25. — Deuxième couche des muscles de la face postérieure de la jambe. — 1. Jumeau externe. — 2. Poplité. — 3. Soléaire. — 4. Tendon d'Achille. — 5. Jumeau interne. — 6. Plantaire grêle.

externe et à son contact, le muscle se portant en bas et en dedans croise tout de suite la ligne médiane et se place à la face profonde du jumeau interne. Le plantaire grêle devient rapidement tendineux, le corps charnu ne dépasse pas la moitié

de la hauteur de la jambe qu'il n'atteint pas toujours. Le tendon, très ténu, reste libre jusqu'au niveau du calcanéum, il se place sur la face antérieure du tendon d'Achille, tout près du bord interne de ce tendon, le débordant même quelquefois en dedans. Le plantaire grêle atteint la partie postérieure du calcanéum et la croise à l'union de sa face interne et de sa face postérieure, il atteint ainsi la plante du pied. Le tendon se termine en s'épanouissant à la face superficielle de l'aponévrose plantaire, un peu en avant de l'insertion de cette aponévrose aux tubérosités calcanéennes. On ne peut dire que chez la souris le plantaire grêle forme le court fléchisseur plantaire, celui-ci possède des origines bien nettes sur le squelette du tarse.

B. *Soléaire* (Fig. 13, 25). — Le soléaire est formé par une très mince languette musculaire, il naît à la face postérieure de la tête du péroné immédiatement au-dessus du fléchisseur péronier. Il naît par une lame tendineuse très mince, aplatie d'avant en arrière. La ligne d'origine est transversale. Le corps charnu très mince descend aplati d'avant en arrière, il gagne la face antérieure du tendon d'Achille sur laquelle il se perd, très peu au-dessous de l'origine de ce tendon. Le plantaire grêle croise quelquefois la face postérieure du soléaire en se portant en bas et en dedans, le plus souvent il croise la ligne médiane au-dessus de l'origine du soléaire.

3^e *couche*. — La troisième couche de la face postérieure de la jambe est formée en haut par le muscle poplité, en bas, et dans presque toute la hauteur du segment jambier, par le muscle fléchisseur péronier, le fléchisseur tibial, et le tibial postérieur.

A. *Poplité* (Fig. 3, 13, 25). — Le poplité est de forme triangulaire à base inférieure et interne tibiale, à sommet supérieur et externe répondant à la face cutanée du condyle externe du fémur. Au niveau de sa base il naît directement par des fibres charnues de la partie supérieure et interne de la surface excavée de la face postérieure du tibia. L'origine se fait au-dessus et en dedans de l'origine du soléaire. Le corps charnu se porte oblique en haut et en dehors en se rétrécissant vers la face cutanée du condyle externe et il s'insère là par un tendon au ras de la surface encroûtée de cartilage.

B. *Fléchisseur péronier* (Fig. 13, 26, 27). — Le fléchisseur péronier est un muscle épais ; à sa partie toute supérieure il occupe la région médiane et la partie externe de la face postérieure de la jambe on peut apercevoir la partie supérieure du tibial postérieur en dehors de lui ; mais à la partie moyenne il occupe la région interne de la face postérieure de la jambe, en touchant le bord interne, la région externe étant occupée par les muscles péroniers. Les travaux de DOBSON, de PARSONS, d'ALEZAIS ont montré que le fléchisseur péronier qui chez la plupart des animaux est fléchisseur du gros orteil, se distribue chez les rongeurs aux cinq orteils, le fléchisseur tibial étant tout à fait rudimentaire, et l'anastomose qui unit les deux muscles manquant chez les Sciurormorphes et les Myomorphes (DOBSON). Le fléchisseur péronier naît de la face postérieure de la tête du péroné et de la partie adjacente de sa face postérieure ; plus en dedans il naît de la partie interne de la face postérieure du tibia, au niveau de la partie excavée en dehors puis au-dessous de l'origine du soléaire. Les fibres musculaires descendent en convergeant vers la face postérieure d'un tendon qui apparaît haut sur la face antérieure du muscle. Le tendon d'abord aplati d'avant en arrière glisse dans une gouttière osseuse profonde, creusée à la face postérieure de la malléole tibiale, maintenu là par des fibres transversales très fortes qui uniennent les deux lèvres de la gouttière. Sortant de ce canal ostéo-fibreux le tendon s'arrondit et glisse sur la face interne du calcaneum gagnant la plante du pied. La petite apophyse du calcaneum forme une forte saillie qui maintient le tendon et le cache. Au niveau de la plante du pied le tendon se divise en cinq branches une pour chaque orteil, ces tendons arrondis gagnent la première phalange des orteils. Des muscles lombricaux très nets sont annexés aux tendons, nous les verrons en étudiant la plante du pied.

C. *Fléchisseur tibial*. — Le muscle fléchisseur tibial est très difficile à voir, il est formé d'un tout petit faisceau charnu, dont les fibres se perdent en bas sans pouvoir être suivies.

D. *Tibial postérieur* (Fig. 13, 26, 27). — Le tibial postérieur beaucoup moins volumineux que le fléchisseur péronier, naît de la face postérieure du tibia. Il naît directement par des fibres charnues, dans la région excavée juste au-dessous du poplité.

Les fibres en descendant convergent vers le bord interne d'une lamelle qui descend sur le bord externe du muscle. Cette lamelle dès qu'elle cesse de recevoir des fibres musculaires

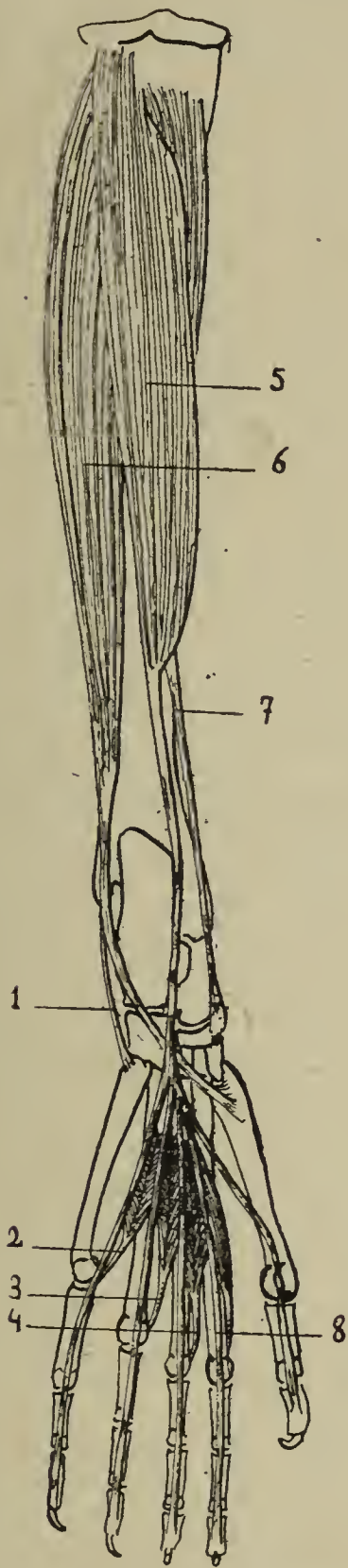


Fig. 26. — Troisième couche des muscles de la face postérieure de la jambe. — 1. Tendon du court péronier latéral. — 2, 3, 4. Lombricaux. — 5. Fléchisseur péronier. — 6. Long péronier latéral. — 7. Tendon du tibial postérieur. — 8. Tendon du fléchisseur péronier.

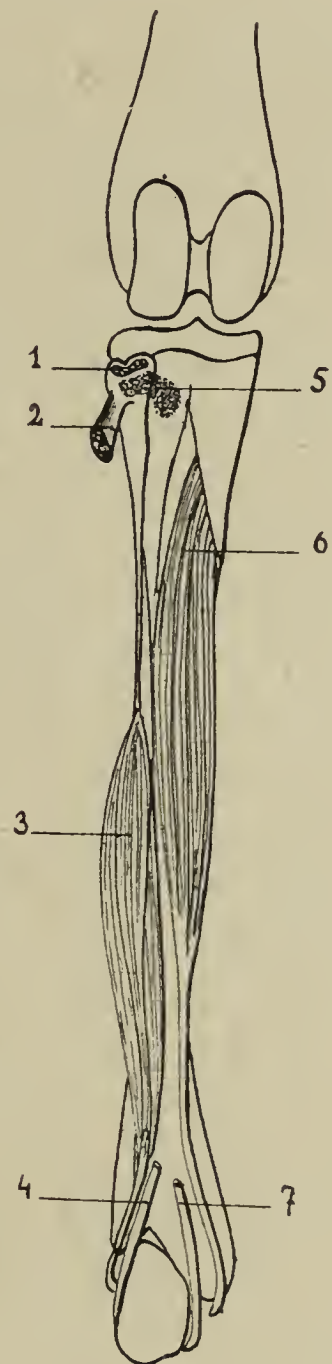


Fig. 27. — Quatrième couche des muscles de la face postérieure de la jambe. — 1. Soléaire. — 2. Long péronier latéral. — 3. Court péronier latéral. — 4. Tendon du long péronier latéral. — 5. Fléchisseur péronier. — 6. Tibial postérieur. — 7. Tendon du fléchisseur péronier.

forme un tendon très grêle, qui glisse dans la gouttière rétro-malléolaire interne en dedans du tendon du fléchisseur péronier, le tendon croise ensuite la face interne du calcanéum se portant en avant il croise la face interne de l'articulation astragalo-scaphoïdienne et se fixe sur l'extrémité interne recourbée en arrière du scaphoïde.

5° Loge externe de la jambe

Les muscles qui occupent la loge externe de la jambe sont presque tous disposés sur un même plan, sauf le court péronier entièrement caché par le long. Ce sont les péroniers latéraux long et court, le tibial antérieur, l'extenseur commun des orteils et l'extenseur propre du gros orteil.

A. *Long péronier latéral* (Fig. 11, 13, 26, 27). — Le long péronier latéral est un muscle fusiforme peu épais, allongé de haut en bas. Il naît par des fibres aponévrotiques sur la face externe et sur la face postérieure de la tête du péroné, les fibres descendent en dehors du muscle fléchisseur péronier, elles sont très visibles sur la face postérieure de la jambe. Le long péronier est à la partie supérieure accolé au fléchisseur, il s'en écarte en descendant. Le tendon apparaît sur le bord postérieur du muscle, il passe dans la gouttière rétro-malléolaire externe, se refléchit au-dessous de la malléole ; la malléole forme une forte saillie qui masque le tendon. A la plante du pied le long péronier latéral est au contact du squelette, il chemine oblique en avant en dedans dans la gouttière de la face inférieure du cuboïde et il atteint la base du premier métatarsien sur laquelle il se fixe.

B. *Court péronier latéral* (Fig. 13, 26, 27). — Le court péronier latéral est entièrement caché par le long péronier, il naît directement par des fibres charnues de la face externe et de la face postérieure convexe du péroné un peu au-dessus du point où cet os rejoint le tibia en bas. Le tendon terminal apparaît sur le bord postérieur du muscle, il glisse derrière la malléole externe puis au-dessous de la forte saillie que fait celle-ci, maintenu là par de fortes brides fibreuses ; se portant presque directement en avant il gagne la base du 3^e métatarsien.

Nous n'avons pu isoler les péroniers du quatrième et du cinquième doigt, faisceaux aberrants de l'extenseur commun, sur lesquels RUGE a insisté. Du reste ALEZAIS insiste peu sur ces muscles ; il ne parle pas des péroniers chez *Mus musculus* mais à propos de *Mus decumanus* il dit : « Derrière eux (muscles long et court péroniers) sont les péroniers du quatrième et du cinquième doigts, qui sont grêles et s'accolent au fléchisseur péronier ».

C. *Tibial antérieur* (Fig. 11, 23, 29). — Le tibial antérieur est un muscle allongé, il descend sur la face externe de la jambe au contact du bord antérieur du tibia, en avant de l'extenseur commun auquel il est accolé. L'origine se fait directement par des fibres charnues sur le tiers supérieur de la face externe du tibia, très fortement excavée, au-dessous de la très forte saillie de la tubérosité externe et en arrière de la concavité de la crête antérieure du tibia. Le tendon grêle longe le bord antérieur du muscle, il glisse en dedans du tendon de l'extenseur propre du gros orteil dans la gouttière osseuse de la face antérieure du tibia, bridé là par des fibres tendineuses transversales. Le tendon croise la face dorsale de la partie interne du tarse et vient s'insérer sur le premier cunéiforme et sur la base du premier métatarsien.

D. *Extenseur commun des orteils* (Fig. 5, 11, 13, 23, 29). — L'extenseur commun est situé en arrière et en dehors du tibial antérieur, il naît profondément par un tout petit tendon de la tubérosité externe du tibia (ALEZAIS ne signale pas cette origine chez *Mus decumanus*, il signale même que chez ce rongeur l'extenseur commun est indépendant du squelette de la jambe) et superficiellement par un trousseau fibreux de la face cutanée du condyle externe au-dessous et en avant de l'insertion du poplité. Le muscle se loge dans l'excavation de la face externe du tibia, y glissant sans y prendre d'attaches. Allongé, fusiforme l'extenseur commun longe le bord postérieur du tibial antérieur, un simple interstice les sépare. Le tendon naît au quart inférieur de la jambe, il glisse dans la gouttière osseuse creusée à la face antérieure des os de la jambe, croise la face antérieure de l'articulation tibio-tarsienne près de sa partie externe, maintenu là très fortement par le puissant ligament annulaire antérieur. Sur la face dorsale du tarse le

tendon se divise en quatre languettes qui d'abord intimement accolées s'écartent ensuite pour gagner la face dorsale des premières phalanges.

E. *Extenseur propre du gros orteil* (Fig. 11, 23, 29). — L'extenseur propre du gros orteil est très grêle, il naît des os de la jambe immédiatement au-dessous du point où le péroné s'accôle au tibia ; il se fixe sur les deux os, mais sur une bande très étroite. Le muscle est en grande partie masqué par l'extenseur commun, il le déborde à peine en arrière. Le tendon terminal apparaît sur le bord postérieur du muscle, croise, oblique en bas en avant en dedans, la face dorsale du tarse et gagne la base de la phalange du gros orteil.

6° Plante du pied

Les muscles de la plante du pied sont répartis en trois couches.

1^{re} couche. *Muscle court fléchisseur plantaire* (Fig. 28). — Le muscle court fléchisseur plantaire naît de la face inférieure de la partie postérieure du calcanéum, sur presque toute la largeur de cette face. Il naît par des fibres aponévrotiques entremêlées de quelques fibres charnues. L'origine est surtout forte en dedans où elle se fait par une lame aponévrotique très forte et très blanche, alors que à la partie moyenne et à la partie externe c'est une très mince lamelle fibro-musculaire. La lame fibreuse descend à peu près jusqu'à l'union du tarse et du métatarse. Les fibres charnues naissent du bord interne (médial) de la bandelette interne forte et résistante, puis du bord antérieur de la lame dans sa partie mince, c'est-à-dire dans sa partie moyenne et dans sa partie externe. Le corps charnu très court recouvre le tiers postérieur des métatarsiens. En largeur il n'occupe que la région moyenne de la plante du pied, débordant la ligne médiane plus en dehors qu'en dedans. Le muscle laisse complètement libre le premier métatarsien qu'il n'atteint pas, il affleure le cinquième. Le corps charnu se divise en quatre ventres qui se jettent sur des tendons arrondis d'abord, ces tendons vont aux quatre derniers orteils atteignant la base de la deuxième phalange. Le court fléchisseur plantaire

est le fléchisseur perforé, et ses tendons se comportent vis-à-vis des tendons du fléchisseur péronier ou perforant, d'une façon tout à fait classique. Les tendons du court fléchisseur forment une gouttière à concavité supérieure qui reçoit le tendon du fléchisseur péronier, chaque tendon se divise ensuite en deux languettes qui s'écartent pour laisser passer le tendon perforant, et qui se rapprochent ensuite, s'accolant par leur bord primitivement périphérique. Les tendons d'origine peuvent être suivis à la face supérieure du muscle et on les voit se continuer avec des tractus de la lame d'origine.

Le plantaire grêle après avoir croisé le calcanéum à l'union de sa face postérieure et de sa face interne vient s'épanouir sur la face plantaire de l'aponévrose, à sa partie moyenne, non pas au contact du calcanéum mais un peu en avant de lui.

2^e couche. A. *Fléchisseur péronier*. — Nous avons vu ce muscle en disséquant la troisième couche de la face postérieure de la jambe.

Chez la souris nous n'avons pas trouvé de muscle accessoire du long fléchisseur ; d'après PARSONS ce muscle existerait chez tous les rongeurs sauf les Cavidés et les Dipodidés, il signale cependant qu'il est mal développé chez les myomorphes.

B. *Lombricaux* (Fig. 26). — Les lombricaux sont au nombre de quatre un pour chaque espace. Ce sont de petits muscles arrondis naissant des tendons du fléchisseur péronier. Il semble que d'une façon constante les trois muscles externes soient des muscles bipennés et que le quatrième, le plus interne, ne prenne origine que sur le bord tibial du tendon du deuxième orteil. Quoiqu'il en soit les muscles donnent naissance à des tendons

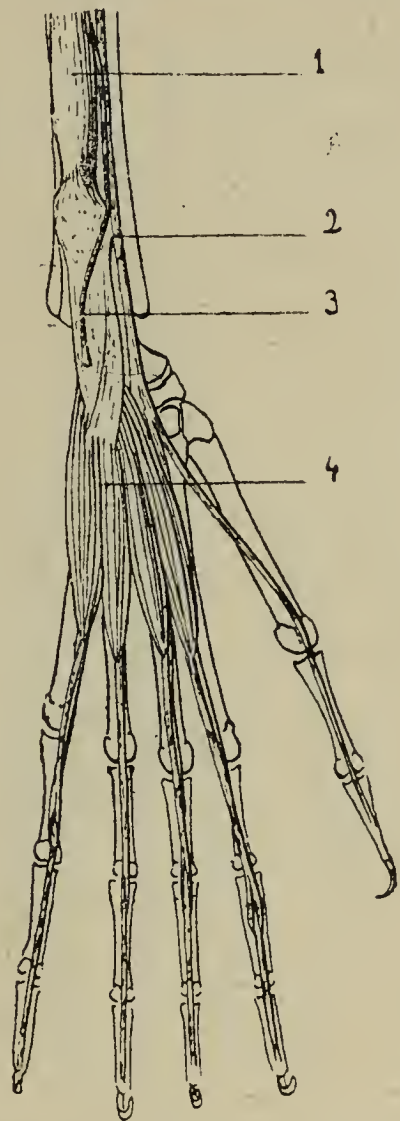


Fig. 28. — Muscles de la plante du pied. — 1. Tendon d'Achille. — 2. Fléchisseur péronier. — 3. Plantaire grêle. — 4. Court fléchisseur plantaire.

qui se portent vers le métatarsien le plus interne de l'espace qu'ils occupent, ils contournent le bord tibial de l'articulation métatarso-phalangienne et gagnent le tendon extenseur sur la face dorsale de la phalange.

C. *Muscles de la loge interne et de la loge externe.* — Ce sont dans leur ensemble de petites masses charnues, recouvrant le

premier et le cinquième métatarsien, au milieu desquelles il est difficile de reconnaître des muscles bien individualisés.

3^e couche. *Muscles interosseux.*

— Les muscles interosseux sont très bien différenciés et assez fortement développés, on peut reconnaître des interosseux plantaires et des interosseux dorsaux.

7^o Face dorsale du pied

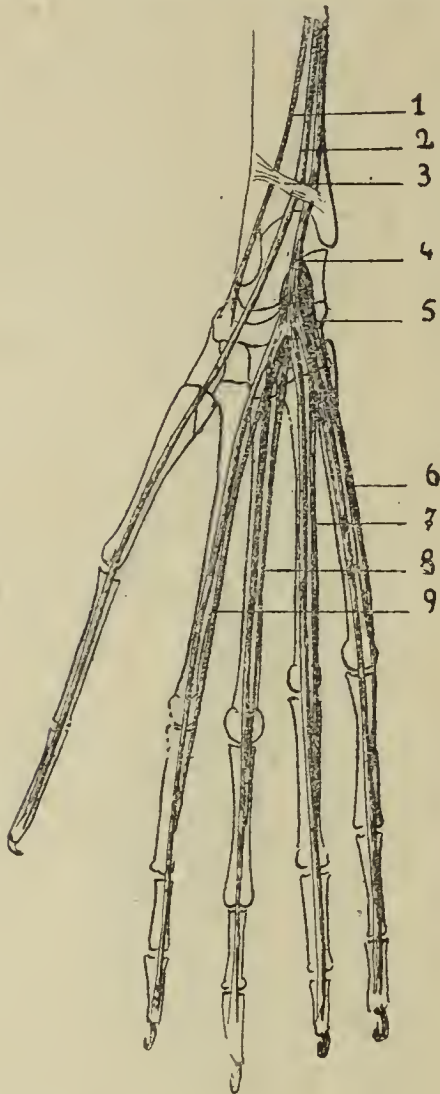


Fig. 29. — Face dorsale du pied. — 1. Tibial antérieur. — 2. Extenseur propre du gros orteil. — 3. Ligament annulaire. — 4. Extenseur commun. — 5, 6, 7, 8, 9. Pédieux.

portent en avant et en dedans et vont se jeter sur la face profonde des tendons de l'extenseur commun, au niveau du dos de la première phalange. Les tendons croisent les tendons de l'extenseur commun en passant à leur face profonde.

Pédieux (Fig. 29). — Le pédieux ne possède qu'un tout petit corps charnu long à peine de 2 à 3 millimètres; il est de forme grossièrement quadrilatère. Il prend son origine directement par des fibres charnues sur la face supérieure du calcanéum dans le sinus tarsi; il donne très rapidement quatre tendons terminaux, car contrairement à ce que décrit PARSONS nous avons toujours trouvé un tendon pour le cinquième orteil. Les tendons se

3. Angéiologie

Le système artériel est peu différent de celui des autres rongeurs, il semble plus simple cependant ; il est difficile d'établir la limite entre l'artère fémorale, la grande saphène et l'artère poplitée.

L'artère fémorale assez volumineuse descend sur la face superficielle des muscles adducteurs, assez écartée du fémur ; plus, semble-t-il, que chez le lapin où elle chemine dans le sillon séparant les adducteurs du vaste interne. Au bord inférieur de la masse des adducteurs, l'artère semble se diviser en deux branches, une antérieure et une postérieure. Les deux branches sont d'un volume à peu près égal. La branche antérieure descend sur la face antérieure de la jambe immédiatement en dedans de la crête tibiale ; elle est superficielle, masquée seulement par l'aponévrose, arrivée au dos du pied elle se divise en artères interosseuses qui donnent les digitales. La branche postérieure se porte en bas et un peu en arrière, ne gagnant toutefois pas la face postérieure de la jambe, mais longeant la partie postérieure de la face interne, elle passe derrière la malléole interne et se divise en un certain nombre de branches au niveau de la plante du pied.

CHAPITRE III

ANATOMIE DU MEMBRE ABDOMINAL ANORMAL DE LA SOURIS (Absence congénitale du tibia)

1. Aspect extérieur

Le matériel dont nous avons disposé pour faire l'étude de l'anatomie de l'absence congénitale du tibia, se composait essentiellement de 242 Souris adultes, toutes en bon état de conservation ; avant d'entreprendre ce travail nous nous sommes débarrassé de toutes les Souris qui ne nous ont pas paru remplir cette condition.

Extérieurement, tous les sujets ne se présentent pas de la même façon, et avant toute recherche anatomique nous les avons classés en un certain nombre de variétés uniquement suivant leur aspect extérieur. La dissection nous a montré que ces différents types dépendaient de la position et du degré de courbure du péroné, seul os représentant le squelette de la jambe. Les anomalies squelettiques sont de même ordre dans chaque variété, ne différant que par leur degré plus ou moins marqué. Les variations musculaires, dépendant de la disposition squelettique, sont donc peu différentes d'un type à l'autre. La simple dissection ne peut expliquer l'existence de ces diverses variétés mais elle permet d'affirmer que ces différents types ne sont pas déterminés par le système musculaire. Tout au contraire certaines dispositions des muscles sont très nettement sous la dépendance de la conformation du squelette, en particulier l'enroulement du demi-tendineux au-dessous puis en dehors de la jambe, ce qui se voit dans certaines variétés. Il faut de plus remarquer que très peu de temps après la naissance, il est possible de savoir à quel type appartiendra le sujet. Ce n'est pas seulement quand l'animal a commencé à marcher ou plutôt à se trainer qu'il est possible de reconnaître

la variété. Il n'y a donc pas là une adaptation fonctionnelle individuelle, et ce n'est pas l'animal qui prend telle ou telle position pour que son membre, qui ne peut lui servir, ne le gêne pas dans ses mouvements. La division en plusieurs catégories est à conserver momentanément car elle permet de simplifier la description.

En aucun cas le sujet ne repose sur le membre vicieusement conformationné, il se traîne sur l'abdomen et cependant on ne trouve sur la paroi abdominale aucune trace laissée par les frottements contre le sol, aucune callosité, aucune place dégarinée de poils. Le pied ne vient pas toujours au contact du sol, bien loin de là, et quand il le touche c'est par un point quelconque et exceptionnellement par la face plantaire.

Type A (Fig. 30). — C'est le type de beaucoup le plus fré-

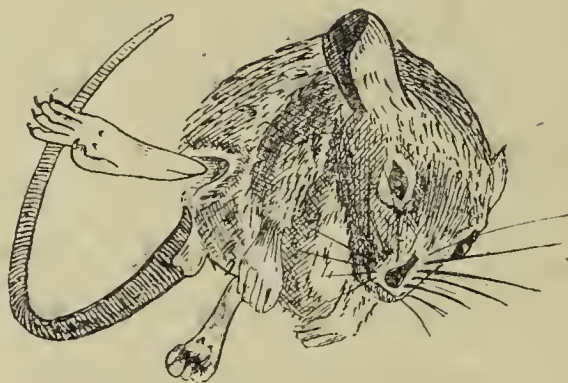


Fig. 30. — Type A.

quent (235 fois sur 484 membres anormaux examinés). Ce qui frappe au premier abord c'est la situation du pied ; il est déjeté en dehors, placé dans un plan perpendiculaire au plan latéral de l'abdomen. Dans son ensemble le membre est très déformé ; le segment fémoral, masqué par les téguments, ne peut être apprécié ; le genou semble être en place, on peut le localiser par la palpation. Le segment jambier est très court, 5 à 6 millimètres au plus, alors que normalement il en mesure 15, il est très épais, intimement accolé à la paroi abdominale latérale, il semble s'enfoncer sous l'abdomen. Le pied est nettement plus long que normalement (comme 3 à 2) ; en apparence il s'articule avec la partie antérieure du segment jambier et le talon fait une saillie souvent appréciable en dedans de ce segment. La face dorsale du pied ; convexe, regarde en arrière et un peu en bas ; la face plantaire regarde en avant, en dedans et en haut

présentant une concavité plus ou moins marquée ; le bord interne regarde en haut en décrivant une courbe de rayon variable, courbe souvent très accentuée et commençant brusquement par une sorte de cassure tout près de l'articulation avec la jambe ; le bord externe est tourné vers le sol, souvent il vient à son contact et sur la plupart des sujets on trouve au niveau de ce bord deux ou trois plaques calleuses, l'une siégeant d'une façon constante à la hauteur du tarse, la seconde (ou les autres) le long du métatarse. Les plaques calleuses, très épaisses, adhèrent dans la profondeur aux tissus sous-jacents et souvent même à la dissection il est très difficile de les détacher du squelette sans enlever quelques esquilles osseuses. Une fois nous avons



Fig. 31. — Type B.

trouvé sur la face dorsale du pied à l'union du tarse et du métatarse, en une région ne répondant en rien au sol, une plaque d'apparence calcifiée en forme d'écusson, plaque longue de 3 à 4 millimètres. Cette formation située dans l'épaisseur de la peau et visible au travers des couches superficielles, adhère aux tendons sous-jacents, qui purent cependant être facilement libérés, quelques débris crétacés leur restant seuls adhérents. Ce type A est sujet à quelques variations mais ce sont des variations individuelles sans aucun intérêt ; le segment jambier peut être plus ou moins long, il est quelquefois si court qu'il semble manquer. Ce n'est au contraire que d'une façon tout à fait exceptionnelle qu'il dépasse 6 millimètres de long. L'enroulement du pied est très accentué ou au contraire très faible. De même la situation que le pied occupe dans le plan transversal est variable, il peut se porter presque horizontalement en dehors ou présenter une certaine obliquité en haut, en dehors,

tout en restant dans le plan perpendiculaire au plan sagittal.

Type B (Fig. 31). — Le type B existe 46 fois sur 484 membres anormaux. Le pied est ramené en avant contre la paroi latérale de l'abdomen ; de forme normale, il est plus long que chez les sujets bien constitués ; il fait suite à un très court et très épais segment jambier qui se porte en bas et en avant en décrivant une courbe à concavité antérieure. La face plantaire du pied est appliquée contre l'abdomen, la face dorsale regarde en dehors, le bord externe est dirigé vers le sol, le bord interne concave généralement, exceptionnellement rectiligne regarde en haut. La seule variation de ce type consiste dans l'engagement plus ou moins accentué du pied sous la paroi

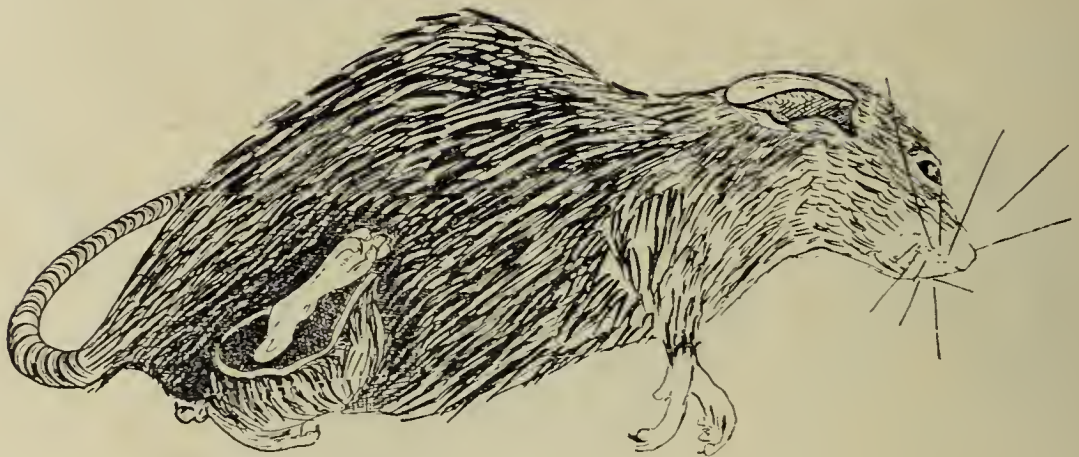


Fig. 32. — Type C.

abdominale ; dans certains cas même il peut être plaqué sur le flanc de l'animal.

Type C (Fig. 32). — Plus rare (23 fois sur 484), il est essentiellement caractérisé par ce fait que le pied renversé répond par sa face dorsale à la face postérieure de la cuisse, la face plantaire regarde en haut et en arrière. Le pied qui semble faire suite à l'articulation du genou peut être absolument accolé à la cuisse ou bien en être légèrement écarté. Un repli cutané à concavité supérieure entoure le membre à sa racine.

Type D (Fig. 33). — Ce type, rare (6 fois sur 484), n'est en somme qu'une variété du type A. Le pied au lieu d'être projeté en dehors est ramené en avant du segment jambier et s'est redressé verticalement le long de la paroi abdominale ; la face dorsale est tournée en avant et en dehors, la face plantaire en arrière et en dedans, le bord interne concave regarde en arrière et en dehors.

Type E (Fig. 34) (40 fois sur 484). — Il existe un segment jambier un peu plus long que dans les variétés précédentes, ce segment jambier est dirigé directement *en arrière* dans un plan

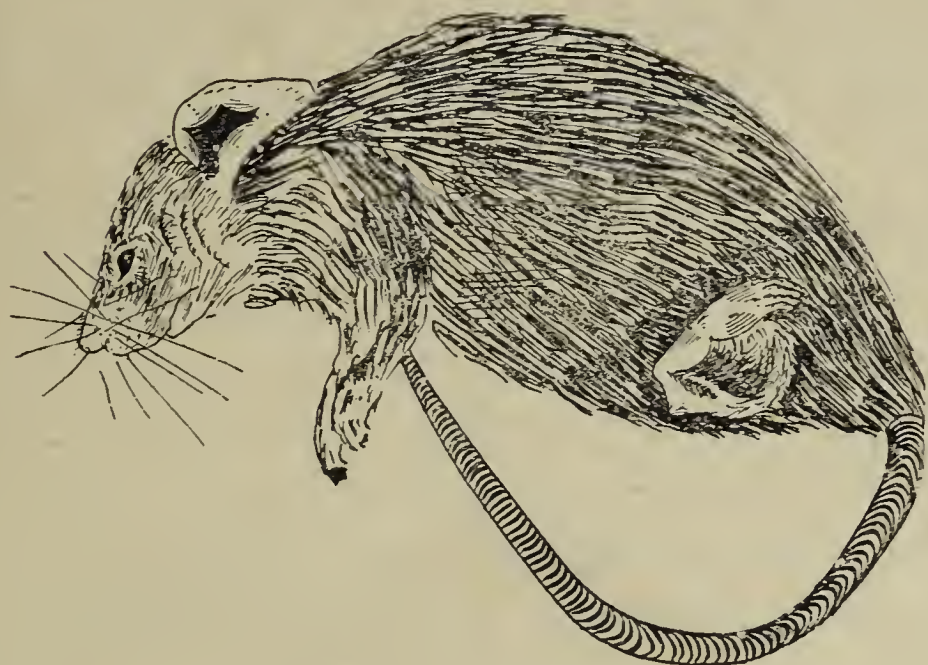


Fig. 33. — Type D.

presque horizontal. Le pied continue la direction de la jambe ; une de ses faces traînant sur le sol, l'autre regardant en haut.



Fig. 34. — Type E.

Tantôt la face dorsale répond au sol, tantôt au contraire c'est la face plantaire. Dans le premier cas le 5^e orteil est en dehors, dans le deuxième cas il est en dedans.

Douze fois nous avons trouvé une variété du *type E*, le pied toujours traînant en arrière est déjeté en dedans sous l'abdomen, sa face dorsale traînant sur le sol, la face plantaire est au contact de la région ano-génitale.

Dans 90 cas la disposition ne peut être rangée dans une des

catégories précédentes, ces cas se rapportent pour la plupart à des souris petites, mal développées, d'aspect misérable (et non pas à des souris petites parce que non adultes). Les membres sont grêles, contournés sur eux-mêmes sans qu'il soit possible de décrire les courbures, les pieds enroulés aux dépens de leur face plantaire et de leur bord interne sont ramenés sous l'abdomen.

Sur 8 sujets la disposition anormale paraît *unilatérale*. Un des deux membres abdominaux paraît parfaitement bien constitué bien que de dimensions un peu réduites. L'animal s'appuie sur ce membre, mais ne s'en sert pas complètement, car de l'autre côté il continue à se traîner sur le ventre. La dissection montre que ce membre en apparence bien constitué ne l'est pas. Il présente des anomalies qui établissent une forme de passage entre l'état normal et l'absence congénitale du tibia. Cette symétrie n'est pas faite pour étonner, Isidore GEOFFROY-SAINT-HILAIRE a attiré l'attention sur elle; elle existait chez plus de la moitié des ectromèles étudiés par SALMON.

En étudiant l'aspect extérieur il faut signaler la fréquence relativement grande des anomalies siégeant au niveau des orteils.

L'*ectrodactylie* se rencontre 16 fois sur 242 Souris, le plus souvent un seul orteil manque, une seule fois deux orteils manquaient. Quelquefois l'*ectrodactylie* n'est qu'apparente. Sur une pièce un des orteils présentait trois griffes, sur une autre deux griffes, par la dissection nous avons pu constater qu'il s'agissait non pas d'*ectrodactylie* mais de *polydactylie* compliquée de *syndactylie*.

La *polydactylie* est plus fréquente, elle se rencontre 19 fois (6 orteils). Dans 19 autres cas la *polydactylie* existait encore, mais était plus difficile à mettre en évidence, car elle se compliquait de *syndactylie*. Dans ces cas, de *poly-syndactylie*, le gros orteil volumineux portait deux griffes et était parcouru sur ses faces dorsale et plantaire par un fin sillon peu profond, n'intéressant que le tiers antérieur de l'orteil. Une fois nous avons trouvé trois griffes et deux sillons. La *poly-syndactylie* siégeait toujours au bord interne du pied, nous n'avons trouvé que dans un cas le 5^e orteil présentant un sillon longitudinal et portant deux griffes.

La *syndactylie* n'est pas exceptionnelle, nous l'avons trouvée 14 fois. Presque constamment ce sont le gros orteil et le deuxième qui sont unis, et sur les 14 cas nous n'avons relevé qu'une exception, dans laquelle la syndactylie intéressait le quatrième et le cinquième orteil. Toujours l'existence d'un sillon dorsal et quelquefois d'un sillon plantaire permettait de déceler l'anomalie, avant toute dissection.

Sur deux pièces nous avons trouvé des appendices mous annexés aux orteils, et une fois il existait un gros orteil rudimentaire, dépourvu de tout squelette.

L'hyperphalangie du gros orteil n'est pas exceptionnelle, la phalange intermédiaire, anormalement apparue est bien développée, elle est en tout comparable aux phalanges des autres orteils. BAUCHET (1909) a réuni chez l'homme un grand nombre de cas d'hyperphalangie du pouce et du gros orteil coexistant avec la polydactylie.

Les membres thoraciques ne présentent que rarement des anomalies; et ces anomalies portent sur les orteils, deux fois seulement nous avons trouvé des cas de *polydactylie* au niveau des membres thoraciques (6 orteils de chaque côté).

Les malformations congénitales des orteils observées sur les animaux de notre élevage sont relativement peu fréquentes, comparées aux malformations signalées dans les statistiques médicales. Leur présence n'a rien qui doive nous surprendre, et SALMON a montré « qu'il n'y a pas lieu de séparer l'étude des anomalies des doigts de celles des membres en général ».

Il n'existe aucune autre anomalie que celle des membres abdominaux. Indépendamment des quelques cas de polydactylie, les membres thoraciques sont tout à fait bien constitués. Il est probable que les malformations décrites par F. REGNAULT chez un chien ectromèle, sont sous la dépendance de l'attitude forcée du sujet.

Avant de passer à l'étude des dissections, nous devons dire un mot des cicatrices cutanées que les auteurs signalent dans les cas d'ectromélie. Sur aucun sujet nous n'avons trouvé trace de cicatrices cutanées, nous n'avons rien vu de comparable aux sillons que les classiques signalent dans le cas d'absence partielle du tibia chez l'homme et qu'ils attribuent à une adhérence amniotique. Rien de comparable non plus aux dépres-

sions cicatricielles étoilées que dans les cas d'absence totale LAUNOIS et KUSS décrivent au niveau de la tête du péroné.

2. — Dissection

Il est classique de décrire deux variétés à l'absence congénitale du tibia ; l'absence complète et l'absence partielle. Il ne nous semble pas qu'il soit utile de conserver cette division, tout au moins en ce qui concerne les animaux que nous avons étudiés. Etant donné l'état extrêmement variable du tibia, lorsque son extrémité supérieure est représentée, étant donné que sa longueur ne peut être prise en considération, vu les très grandes différences qui existent, cette classification ne présenterait comme seul intérêt que la présence de l'articulation du genou. Or nous verrons que sur les pièces étudiées par nous, la présence d'un rudiment de tibia plus ou moins développé, n'influe pas sur la constitution de cette articulation. Le degré de perfection de l'articulation est régi par une loi générale que nous verrons plus loin et un rudiment de tibia, épais, long et pouvant jusqu'à un certain point servir de point d'appui, peut très bien être associé à une articulation presque inexistante.

Type A. — Squelette et articulations

L'os iliaque ne présente aucune modification, il a sa forme et ses dimensions normales ; seule sa direction est légèrement modifiée. L'os est un peu moins horizontal que sur les sujets bien constitués ; il se porte avec une légère obliquité en haut en avant, son extrémité antérieure est un peu plus rapprochée de la colonne vertébrale que son extrémité postérieure. Ceci est peut-être dû à la position du sujet sans que l'on puisse bien exactement en voir la raison. L'intégrité de l'os iliaque et du sacrum est à signaler car quelques auteurs ont relevé chez l'homme des cas de malformations de la ceinture pelvienne. De plus les souris que nous étudions, ont, comme tous les ectroméliens une fécondité très restreinte ; et dès maintenant nous pouvons dire, que l'état de la ceinture pelvienne ne doit en

rien entrer en ligne de compte dans cette diminution de la fonction.

Le *corps du fémur* et son *extrémité supérieure* ne présentent aucune anomalie de même que l'*articulation coxo-fémorale*, qui met en présence des os normaux, et dans leur forme, et dans leur volume, et dans leur direction. L'*extrémité inférieure du fémur* (fig. 35) est par contre très modifiée. Si on l'envisage par sa face antérieure elle paraît élargie, si au contraire on la regarde de profil on voit qu'elle est beaucoup moins allongée que normalement, cette extrémité inférieure présente la forme

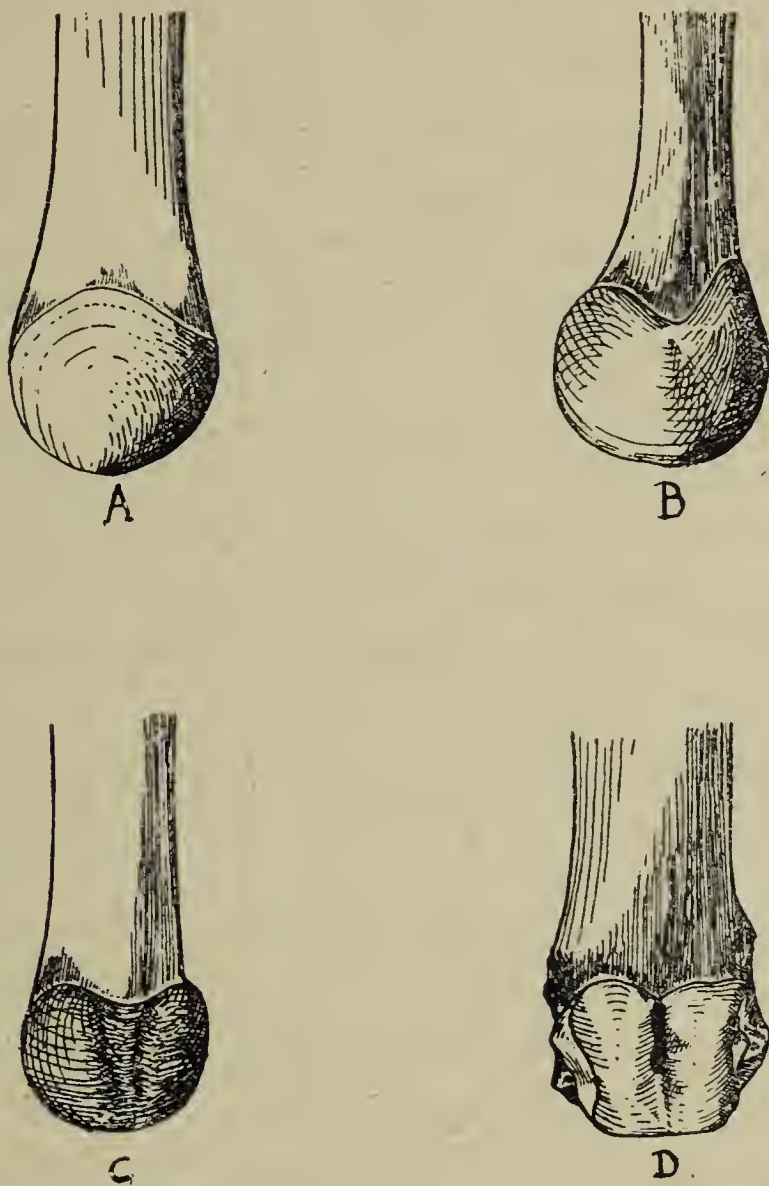


Fig. 35. — L'extrémité inférieure du fémur. — a) Vue antérieure. — b) Vue latérale interne. — c) Vue postérieure, un simple méplat sépare les condyles. — d) Vue postérieure, un véritable sillon sépare les deux condyles.

d'un véritable pilon. Vu d'avant le fémur apparaît large avec une trochlée très déformée. Sur la plupart des sujets la trochlée n'est pas limitée par des lèvres saillantes et son bord supérieur

ne forme pas le relief très accentué, surmonté d'une fossette sus-trochléenne que l'on trouve normalement; elle se présente sous forme d'une surface non saillante, lisse, régulière, convexe de haut en bas et transversalement. Souvent la trochlée déformée n'est pas sur la partie médiane de la face antérieure du fémur, mais elle n'occupe que le segment externe de cette face, elle peut même déborder sur la face externe de l'os. Vu de profil l'extrémité inférieure du fémur est peu étendue, dans le sens de la longueur, elle est arrondie, on en peut voir nettement les deux champs normaux séparés par une crête mousse, le postérieur formé par la surface articulaire du condyle, l'antérieur se continuant avec les joues de la trochlée. Les modifications les plus importantes se trouvent à la face postérieure. Les deux condyles peuvent exister, ils sont alors séparés par un sillon vertical, très visible et très bien tracé, bien que peu profond; mais même dans ce cas où les déformations sont à leur minimum il n'y a *pas d'échancrure intercondylienne*. Dans d'autres cas le sillon n'existe même pas, et à jour frisant on ne trouve qu'un léger méplat indiquant la séparation des deux condyles; avec une telle disposition on peut croire à première vue qu'il n'existe qu'un seul et volumineux condyle allongé transversalement. Au-dessus des condyles la face postérieure du fémur est souvent fortement excavée, cette fosse répondant à l'origine des muscles jumeaux.

Plus l'extrémité supérieure du tibia est déformée plus le fémur prend l'aspect d'un pilon. Les deux champs articulaires ne sont ébauchés et l'échancrure intercondylienne décelable que dans les cas où le tibia, même très réduit présente des plateaux normaux.

Le tibia ne fait jamais complètement défaut, malgré l'apparence; toujours on peut retrouver une trace de l'os qui peut n'être représenté que par un nodule du volume d'une tête d'épingle. Ce tout petit osselet compris dans l'épaisseur de la capsule de l'articulation du genou peut être identifié et décrit comme rudiment de tibia, grâce à la présence d'un ligament qui se détache de sa face inférieure. Ce ligament, qui gagne l'extrémité inférieure du péroné, est *absolument constant*; ses connexions avec le nodule osseux permettent d'affirmer que ce ligament représente le tibia; car lorsque le tibia est aisément

reconnaissable c'est toujours de sa partie inférieure que se détache le ligament.

La présence constante d'une ébauche de tibia, si petite soit-elle doit paraître naturelle, si on se reporte aux travaux de LOTHEISEN (1899) et de PRUDHOMME (1912) sur l'absence congénitale du fémur chez l'homme ; ces auteurs ont montré par la radiographie qu'il existait toujours de petits nodules osseux ; une seule fois PRUDHOMME n'a pas trouvé trace d'ossification, mais il s'agissait d'un enfant de deux jours.

Souvent le tibia est plus développé. Il peut affecter la forme d'une cupule à grand axe transversal. Cette cupule présente une face supérieure et une face inférieure. La face supérieure concave dans les deux sens, et encroûtée de cartilage, répond au fémur ; la face inférieure libre et rugueuse donne insertion vers son centre au ligament tibio-péronier. Au niveau du bord antérieur de la cupule on peut voir des lignes de rugosités et souvent une sorte de petite épine, c'est l'ébauche de la tubérosité antérieure du tibia, que l'on peut identifier grâce à l'insertion du ligament rotulien ; l'insertion de ce ligament peut, du reste, déborder sur la surface inférieure de la cupule osseuse ; la force du ligament explique la grande étendue de son insertion. Dans près de la moitié des cas, le tibia se présente sous la forme d'un petit tronc de cône haut de deux millimètres environ. La base du tronc de cône est dirigée vers le fémur elle est en général grossièrement triangulaire à sommet antérieur. Le sommet du cône plus ou moins large et aplati, rarement effilé donne insertion au ligament tibio-péronier. La surface extérieure du cône est irrégulière, présentant de nombreuses rugosités et des traces d'insertions musculaires ; dans sa partie antéro-externe, notamment, on trouve des rugosités plus nettes, quelquefois surélevées, c'est à ce niveau que se fixe le ligament rotulien. La grande base du tronc de cône, c'est-à-dire sa base fémorale mérite de retenir l'attention. Sur un grand nombre de sujets cette surface encroûtée de cartilage est concave dans tous les sens ; elle est régulièrement concave ne présentant aucune trace de division en deux champs. Sur d'autres sujets au contraire cette surface osseuse est divisée en deux champs très nettement séparés par une saillie mousse antéro-postérieure, sur laquelle on peut voir l'ébauche des épi-

nes tibiales. Ces épines sont quelquefois mais rarement particulièrement bien développées, les plateaux situés de part et d'autre de la crête médiane, mousse et saillante sont en général assez inégaux, il nous a semblé que le plateau tibial externe était d'une façon presque constante plus petit que le plateau tibial interne et cela aussi bien dans le sens de la longueur que dans le sens de la largeur. La direction du tibia est variable et d'autant plus variable que le rudiment du tibia est plus petit. Lorsqu'il n'existe qu'une cupule, elle coiffe indifféremment le versant antérieur ou le versant postérieur du pilon fémoral. S'il existe un tibia en forme de tronc de cône il répond également par sa base à l'un ou l'autre des versants du fémur ; s'il répond au versant antérieur, le tibia est oblique en bas en avant, s'il répond au versant postérieur il est oblique en bas en arrière, dans quelques cas il se porte presque horizontalement en arrière. Enfin sur certains sujets le rudiment de tibia occupe une position tout à fait particulière ; il peut être rejeté vers la face cutanée de l'un ou l'autre condyle, plus souvent peut-être vers la face cutanée du condyle interne.

La *rotule*, de forme triangulaire à base supérieure, aplatie d'avant en arrière ne présente rien d'intéressant à signaler, ni dans sa forme ni dans ses dimensions. Sa situation seule doit retenir l'attention. Il est absolument exceptionnel de trouver la rotule placée sur la ligne médiane, au devant des restes de la trochlée fémorale dans la presque totalité des cas elle est reportée en masse en dehors ; sur certains sujets même, elle répond à la face cutanée du condyle externe ; sa face antérieure regarde ainsi en avant et en dehors. Sur un seul sujet nous avons trouvé la rotule déjetée en dedans de l'axe du membre, jamais nous ne l'avons trouvée à la face postérieure de l'articulation.

Le *péroné* (Fig. 36 et 37) est très fortement modifié dans tous ses segments. Il est très augmenté de volume, il est au moins 15 fois plus gros que normalement, la mince tige osseuse normale est devenue un os fort et résistant. Il est difficile d'apprécier la longueur du péroné, il existe, en effet, de nombreuses courbures qui empêchent toute mensuration et ces courbures sont variables suivant les sujets. L'os est libre dans toute son étendue, son extrémité supérieure répond à l'articu-

lation du genou, son extrémité inférieure au tarse, à ce niveau il s'articule avec l'astragale et le calcanéum. Les courbures du péroné varient suivant les sujets mais elles varient seulement

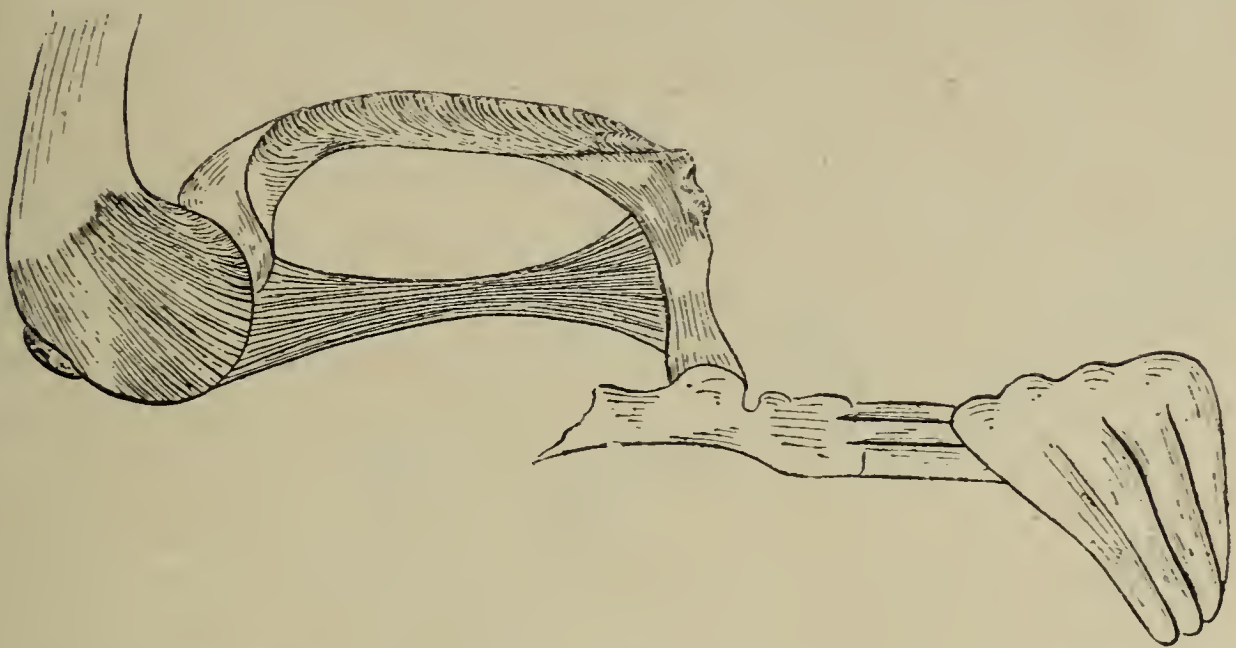


Fig. 36. — Squelette du type A. Le membre est vu par sa face externe. Par suite de la torsion du péroné sur son axe, dans les deux tiers supérieurs, c'est la face externe de l'os (excavée en gouttière) qui est visible ; dans le tiers inférieur c'est la face interne.

dans leur degré, car leur forme générale et leur situation sont toujours les mêmes dans un même type. Dans le type qui nous occupe actuellement le péroné décrit une double courbe dans le sens de la longueur, mais une de ces courbures est trop peu accentuée pour que l'on puisse, même très grossièrement comparer la forme de l'os à un S. Dans ses $3/4$ supérieurs le péroné décrit une courbe concave en avant, dans son $1/4$ inférieur une courbe concave en arrière. La seconde courbe beaucoup moins marquée que la première peut n'être qu'à peine indiquée, et l'os dans son ensemble est incurvé en bas en avant.

L'aspect extérieur du péroné varie beaucoup suivant les cas, et trois facteurs interviennent pour modifier cet aspect : 1° l'écartement des plans sagittaux dans lesquels se trouvent les deux extrémités de l'os ; 2° le rayon de la courbure supérieure ; 3° le rayon de la courbure inférieure. 1° L'extrémité inférieure du péroné est dans la très grande majorité des cas, située dans un plan sagittal plus externe que l'extrémité supérieure ; et plus cette extrémité inférieure est reportée en dehors plus la concavité de l'os regarde en dedans. Suivant l'écart transversal des

deux extrémités, le péroné se trouve situé dans un plan presque sagittal ou dans un plan presque frontal ; 2° le rayon de la courbure supérieure peut être très grand et le péroné semble décrire un demi-cercle prolongé par un court segment rectiligne, le rayon peut, au contraire, être très court et le péroné

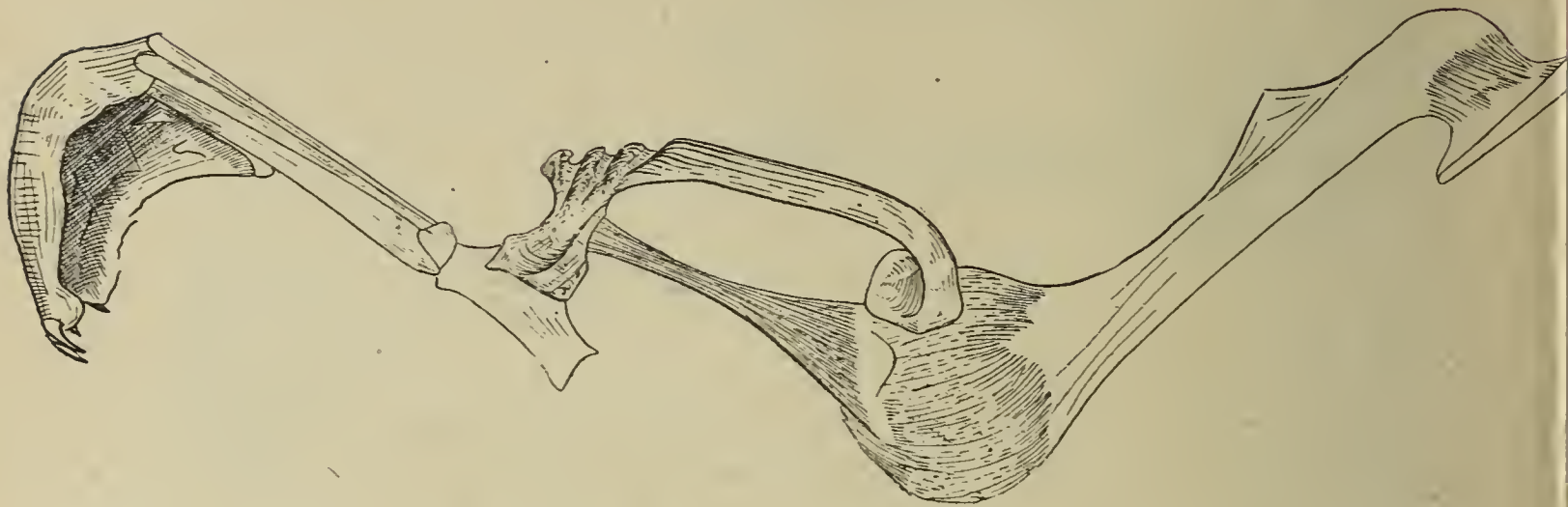


Fig. 37. — Squelette du type A. Vue postérieure. On voit dans les deux tiers supérieurs du péroné, la face interne de l'os ; dans le tiers inférieur, sa face cutanée se prolongeant par la face cutanée de la malléole.

décrit un cercle presque complet ; le talon est très rapproché de l'articulation du genou. Cette variété à courbure très prononcée établit une forme de passage avec un autre type, dans lequel cette disposition est constante : 3° le rayon de la courbe inférieure lorsqu'il est très marqué, contribue à donner à l'os la forme d'un S renversé ; le fait est rare.

Indépendamment de ses courbures dans le sens de la longueur, le péroné est *tordu sur son axe longitudinal*. Le résultat de cette torsion est que environ à l'union du $\frac{1}{3}$ inférieur et des $\frac{2}{3}$ supérieurs, la face externe de l'os devient interne. Il est difficile à un premier examen de voir le point exact où se fait cette torsion et son mode de formation, mais il est aisé de constater son existence lorsqu'on étudie la continuité des faces du péroné en allant de haut en bas.

Le péroné présente à étudier un corps et deux extrémités. L'*extrémité supérieure* se termine par une partie renflée la tête. Sur l'os normal la tête est petite aplatie d'avant en arrière, elle présente une face postéro-supérieure convexe, triangulaire à sommet inférieur, et une face antéro-inférieure concave. Sur

l'os anormal la tête est très augmentée de volume, comme tout le reste de l'os, et peut-être plus que le reste de l'os. Elle peut conserver sa forme, avec cependant une augmentation sensible de sa concavité antérieure, ce qui tout d'abord peut faire penser à l'existence d'une coudure. Dans quelques cas la tête semble porter une apophyse se détachant à angle droit et se portant en dedans, ce n'est là qu'une coudure de la tête, dont l'extrémité très effilée se porte en dedans présentant une face supérieure et une face inférieure ; chacune des deux faces se continue avec la face correspondante de la tête proprement dite (Sur un sujet nous avons vu cette apophyse très développée venir former une sorte de console qui supportait le rudiment de tibia).

Le *corps* du péroné est triangulaire dans sa partie toute supérieure, sous-jacente à la tête. Il présente là à étudier une face antérieure fortement excavée qui fait suite à la face antérieure de la tête et deux faces qui regardent en arrière, une postéro-externe et une postéro-interne ; le bord qui sépare ces deux faces est à peine indiqué. Dès le quart supérieur de l'os le corps du péroné change de forme, il s'aplatit transversalement en lame de sabre présentant une face externe excavée en gouttière dans le sens de la longueur et une face interne, convexe en général, un bord antérieur mince et concave, et un bord postérieur épais, convexe. La face antérieure du segment supérieur se continue avec la face externe excavée, la face postéro-interne avec la face interne, la face postéro-externe vient s'effiler sur le bord postérieur épais. En un point variable, le bord postérieur de l'os s'épaissit brusquement, au-dessous de cet épaississement se trouve une dépression en coup de hache. Si l'examen de la pièce n'est fait que superficiellement on peut croire tout d'abord à l'existence d'un cal. Cet épaississement sus-jacent à une dépression est comparable à la courbure angulaire qui siège très fréquemment sur le tiers inférieur du tibia dans les cas d'absence congénitale du péroné chez l'homme, courbure que les auteurs ont d'abord attribuée à une fracture intra-utérine. Le point épaissi du bord postérieur siège toujours sur la moitié inférieure de l'os ; le plus souvent à l'union des trois quarts supérieurs et du quart inférieur quelquefois plus bas, plus près de la malléole, rarement plus

haut. Au niveau de ce point épaissi le bord postérieur du péroné est creusé de *gouttières* qui l'échancrent en se portant obliquement en bas et vers la face interne. Il existe quelquefois deux gouttières, plus souvent il y en a trois ; elles sont profondes, toujours très bien marquées et souvent leur profondeur est augmentée par la saillie des bords qui les limitent, ces bords, en effet, peuvent être prolongés par de véritables épines osseuses. Les tendons de l'extenseur commun, du long et du court péronier latéral glissent dans ces gouttières, maintenus par des fibres transversales amenant la formation de canaux ostéofibreux.

Juste au-dessous de ce point épaissi, le péroné subit de grandes transformations. Si on suit attentivement la face interne de l'os depuis son extrémité supérieure on voit que, sans qu'il soit possible d'indiquer une zone de transition, cette *face interne* du péroné se continue avec la *face cutanée* de la malléole externe. De même si on suit de haut en bas la *face externe* excavée du péroné, on la voit se continuer avec la *face interne* articulaire de la malléole. Il y a donc eu une *torsion* suivant l'axe, et le point où elle s'est produite *brusquement* (en apparence) est forcément celui où le bord postérieur de l'os est épaissi. Ce qui le montre bien c'est la présence à cette hauteur des gouttières de passage des tendons qui d'une face du péroné passent sur l'autre face.

L'*extrémité inférieure* du péroné présente un renflement volumineux, la *malléole externe*. Celle-ci a une forme quadrilatère ou grossièrement lancéolée ; elle est convexe de haut en bas et transversalement ; regardée par sa face cutanée elle est rugueuse, sur son autre face elle est lisse, présentant à la partie inférieure de cette face un champ articulaire. La surface articulaire n'est pas limitée à la face interne de la malléole, mais elle déborde sur le bord inférieur épaissi. La surface articulaire, encroûtée de cartilage est, d'une façon constante, divisée en deux champs par une crête antéro-postérieure ; ces deux champs répondent, comme nous le verrons plus loin, à deux surfaces articulaires, situées l'une sur le calcaneum, l'autre sur l'astragale. La crête antéro-postérieure donne insertion sur toute sa longueur à un fort ligament qui va d'autre part se fixer sur le tarse postérieur.

A un premier examen les déformations du péroné semblent n'être qu'une démonstration de l'exactitude de la loi d'OLLIER. OLLIER empêchant l'accroissement en longueur d'un des os de l'avant-bras ou de la jambe par ablation du cartilage de conjugaison, constata que l'autre os continuait à s'accroître, mais retenu par ses deux extrémités, il s'incurvait et s'aplatissait en lame de sabre. L'incurvation, l'aplatissement en lame de sabre existent bien ici, mais de plus le péroné est très notablement *plus long que normalement* et il est *tordu sur son axe longitudinal*. Ces deux derniers faits ne peuvent découler de la loi d'OLLIER ; bien plus, le ligament qui prolonge le tibia se fixe en bas sur le péroné, à une certaine distance de son extrémité inférieure et l'incurvation de même que la torsion intéressent le péroné dans toute sa hauteur au-dessus comme au-dessous de l'insertion du ligament.

Le squelette du pied (Fig. 38 et 39) présente dans la presque totalité des cas de profondes anomalies. Si on examine le sque-

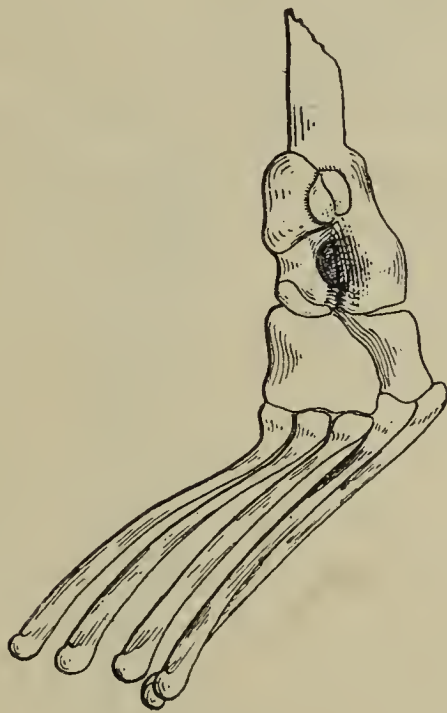


Fig. 38. — Le squelette du pied vu par sa face dorsale. L'astragale et le calcanéum sont fusionnés ; le scaphoïde et les cunéiformes constituent un bloc unique.

lette du pied à un faible grossissement, l'attention n'est en général attirée que sur trois points : 1° L'augmentation de longueur du pied (comme 3 est à 2). 2° La position du tarse postérieur ; le calcanéum est sur presque tous les sujets, couché sur

sa face interne, la face plantaire regarde en dedans. 3° L'incurvation du bord interne du pied. Le point le plus accusé de cette courbe concave en dedans répond au tarse antérieur. Cette incurvation donne l'aspect du pied bot varus équin que FARABEUF résume ainsi : « En même temps que le squelette du bord interne du tarse subit une courbure, celui du bord externe s'infléchit dans le même sens ; mais comme il enveloppe le premier, peut-être est-il plutôt sollicité à s'allonger qu'à se tasser. Aussi voyons-nous très souvent : col d'astragale court, apophyse du calcanéum longue ; scaphoïde comprimé, cuboïde allongé ».

Si on examine le squelette à un plus fort grossissement on constate des anomalies très importantes.

D'une façon presque constante (nous n'avons trouvé qu'une seule exception) le calcanéum et l'astragale sont soudés ensemble ; on retrouve assez bien la forme générale des deux os, mais leur séparation n'est indiquée qu'en dehors, il existe là



Fig. 39. — Le squelette du pied vu par sa face plantaire.

d'une façon constante une dépression très nette, ébauche du sinus tarsi (Fig. 40).

L'*astragale* est plus court, plus épais, plus trapu que norma-

lement, le corps est très arrondi, sur sa face supérieure et sur sa face interne *il n'y a pas de surface articulaire*, les deux faces sont rugueuses et non encroûtées de cartilage. La face externe du corps de l'astragale seule présente une surface articulaire et cette surface s'articule avec l'un des deux champs de l'extrémité inférieure du péroné. La surface astragaliennne, de dimensions variables, est ovalaire ou réniforme, allongée en bas en dehors, elle est légèrement surélevée et limitée par un bord libre légèrement en relief. Cette surface est en continuité avec une autre surface articulaire, située sur la face externe du calcanéum. Le col de l'astragale est très court ce qui est tout à fait contraire à la normale, il est très trapu, très large, il est dirigé presque directement en avant ou légèrement en avant et en dehors, alors que sur les os normaux il se porte fortement en avant et en dedans. La tête de l'astragale est volumineuse, très élargie transversalement ; sur sa face antérieure elle présente les deux champs normaux d'articulation avec le scaphoïde, mais ces champs ne sont pas très nettement séparés.

Le *calcanéum* est très long, il est fortement aplati de dehors en dedans (c'est-à-dire de sa face externe anatomique, à sa face interne anatomique). Son segment rétro-astragalien est surtout très mince et ce segment est très long. La partie antérieure de l'os reste relativement large et débordé, comme normalement, la tête de l'astragale en dehors. Contrairement à ce que l'on



Fig. 40. — L'astragale et le calcanéum du côté gauche, vus par leur face externe (anatomique). En avant des surfaces articulaires, astragaliennne et calcanéenne on aperçoit le sinus tarsi ; seul point où il existe une séparation entre les deux os.

voit sur l'os normal, le *sustentaculum tali* est fort peu développé. Sur la face externe anatomique (qui ici regarde en haut)

on voit une petite surface articulaire allongée obliquement en bas et en dehors, cette surface est en continuité avec la surface astragaliennne et l'ensemble de la cavité articulaire astragalo-calcanéenne regarde en haut et en dedans.

L'aspect du *tarse antérieur* est très variable (Fig. 38). Dans certains cas, tous les os sont bien individualisés, et présentent une forme très normale ; ces cas sont rares. Dans d'autres cas beaucoup plus nombreux, le *cuboïde* est bien isolé et ne présente rien de particulier à signaler sauf un léger allongement, mais le *scaphoïde* et les *cunéiformes* sont fusionnés en un bloc unique ; sur certains sujets il n'existe aucune trace de séparation entre ces divers os, sur d'autres sujets au contraire on voit sur la face dorsale de petits sillons séparatifs entre le scaphoïde et les cunéiformes, mais ces sillons n'occupent pas toute la profondeur du bloc osseux et sur la face plantaire on ne trouve aucune trace de séparation. Dans ce bloc unique on peut remarquer que le scaphoïde est plus transversal que normalement. La face antérieure des cunéiformes est également modifiée ; la triple surface articulaire qu'ils présentent peut être située toute entière dans le même plan transversal ; mais le plus souvent la surface articulaire du deuxième cunéiforme est un peu en retrait sur celle du premier et du troisième, il en résulte que la base du deuxième métatarsien est enclavée comme normalement, mais toujours moins profondément que sur les os sains. Enfin dans des cas assez fréquents le cuboïde est très petit, en retrait sur le scaphoïde, *il est enfoui* en partie sous les cunéiformes et sous la partie antérieure du calcanéum ; cette disposition se voit dans les cas de fort enroulement du pied et lorsque cet enroulement se fait aux dépens et de la face plantaire et du bord interne.

Les *métatarsiens* lorsqu'ils sont en nombre normal, ne présentent pas de grandes modifications dans leur continuité ; ils sont seulement plus ou moins déviés en dedans, décrivant une courbe à concavité interne, qui continue celle du bord interne du tarse. Ce qui varie essentiellement c'est l'articulation de la base des métatarsiens avec le tarse antérieur. Dans quelques cas le mode d'articulation est absolument normal malgré un très fort enroulement du pied en varus (Fig. 38 et 39) ; dans d'autres cas au contraire, et ces cas coïncident toujours avec un

fort enroulement du pied, les articulations métatarso-tarsiennes semblent avoir glissé en dehors ; c'est-à-dire que la face antérieure du premier cunéiforme est presque entièrement libre ; le premier métatarsien s'articule avec le tiers externe de la face antérieure du premier cunéiforme et la moitié interne de la face antérieure du deuxième ; le deuxième métatarsien s'articule avec la moitié interne du deuxième cunéiforme, légèrement enclavé entre le deuxième et le troisième. Les troisième, quatrième et cinquième métatarsiens présentent des articulations normales. Si le pied est encore plus enroulé, la base du cinquième métatarsien quitte tout rapport avec la face antérieure du cuboïde et vient s'articuler avec la face inférieure de cet os. Nous avons déjà vu que le cuboïde est dans ces cas de fort enroulement, situé sur un plan inférieur aux autres os, enfoui sous le bloc scapho-cunéen et sous l'extrémité antérieure du calcaneum. Il n'y a rien d'important à signaler au niveau du squelette des orteils, indépendamment d'un certain nombre de cas d'hyperphalangie du gros orteil.

L'*articulation coxo-fémorale* est absolument normale et ceci va bien avec ce fait que le squelette pelvien et la partie supérieure du fémur ne présentent aucune malformation. L'intégrité de l'articulation coxo-fémorale doit cependant être signalée et nous devons y insister. Elle n'est pas surprenante si on se reporte à l'examen des divers ectromélies étudiés sérieusement jusqu'à ce jour ; mais un certain nombre d'auteurs après des dissections rapides ont signalé de vagues malformations de cette articulation. Ces faits peu précis à l'origine ont été reproduits dans les traités et sont devenus classiques. Rappelons notamment que la luxation de la hanche est signalée comme fréquente, c'est là sans doute un souvenir de l'observation de BILLROTH.

L'*articulation du genou* est très fortement modifiée. L'étude des extrémités osseuses ne nous permet pas de diviser la question en deux grands chapitres : cas d'absence partielle ; cas d'absence totale. Il est classique de dire, tout au moins dans la littérature médicale, que dans les cas d'absence partielle l'articulation est normale et que dans les cas d'absence complète les ménisques et les ligaments croisés manquent. Cette opinion n'est pas défendable si on envisage les nombreux sujets

que nous avons disséqués. Ce que nous avons trouvé est d'accord avec les faits établis par SALMON. Pour cet auteur, dans certains cas de réduction même poussés très loin, l'articulation peut être normale. *Les modifications de l'articulation dépendent essentiellement de l'état des surfaces articulaires, l'os sus-jacent subissant une transformation corrélative.* Nous avons pu vérifier d'une façon constante l'exactitude de cette loi.

Lorsque le tibia est représenté par un tout petit osselet lenticulaire ou par une cupule osseuse peu développée, le péroné semble être le seul os constituant le segment jambier et *a priori* il devrait s'articuler avec le fémur, il n'en est rien en réalité. Le péroné n'est pas articulaire. La cupule osseuse excavée et concave dans tous les sens est encroûtée de cartilage et s'articule avec le pilon fémoral soit avec le versant antérieur, soit avec le versant postérieur de ce pilon. Une capsule fibreuse très épaisse s'insère au pourtour de la surface articulaire du fémur, se fixant au contact immédiat des surfaces encroûtées de cartilage, elle vient d'autre part se fixer au bord libre de la cupule tibiale, s'y insérant fortement ; le plan superficiel de la capsule s'étendant un peu sur la surface inférieure non articulaire du tibia. En avant la capsule est interrompue par la rotule au pourtour de laquelle elle s'insère. La capsule est très épaisse en forme de demi-calotte à concavité supérieure, elle est constituée par des fibres en anses qui se portent transversalement allant du fémur au fémur, interrompues en une certaine région par l'ébauche du tibia.

Dans cette capsule on trouve fréquemment un semis de petits osselets répartis sans ordre, quelquefois microscopiques et en très grand nombre, d'autres fois plus gros et d'autant moins nombreux qu'ils sont plus développés. Une fois nous avons vu un de ces osselets, assez, volumineux, interrompre la capsule qui s'insérerait sur son pourtour. La tête du péroné vient se mettre en rapport avec la capsule, généralement c'est la face postérieure convexe de la tête qui touche à la capsule ; mais cette face n'est pas articulaire, la capsule la tapisse dans tout ou partie de son étendue et lui adhère elle adhère surtout au pourtour de la tête *mais elle n'est pas interrompue.* Dans quelques cas il existe un véritable épaississement fibreux à ce niveau, une lame épaisse est interposée entre la capsule et la

tête du péroné. A l'intérieur de la capsule on ne trouve pas de ménisques intra-articulaires ; il n'existe pas non plus de ligaments croisés.

Dans les cas où il existe un rudiment de tibia plus important, c'est-à-dire lorsqu'il existe un tronc de cône osseux présentant au niveau de sa grande base des surfaces articulaires en forme de plateaux, séparées le plus souvent par des épines, l'articulation est plus compliquée. La capsule toujours très épaisse ne contient que rarement des petits osselets supplémentaires, elle s'insère au pourtour des surfaces encroûtées de cartilage aussi bien sur le fémur que sur le tibia. On trouve assez souvent des ménisques articulaires, ceux-ci sont rarement complets et bien développés, mais cette disposition existe ; ce que l'on trouve le plus souvent, ce sont deux ménisques incomplets ; ménisques en demi-cercle, l'un droit l'autre gauche, se donnant la main en avant et en arrière sur la ligne médiane, ces ménisques débordent en général le pourtour de la surface articulaire du tibia, et surtout en arrière. Dans quelques cas également on trouve des ébauches de ménisques, et plusieurs fois nous avons rencontré des segments de ménisques, petites formations en forme de fer à cheval, représentant la partie postérieure des ménisques normaux, et ne couvrant que le tiers postérieur de la surface tibiale. Les ligaments croisés sont très puissants chez l'animal normal, ils font à peu près constamment défaut sur les sujets anormaux, dans quelques cas cependant il en existe des vestiges. Au niveau du fémur ils s'insèrent haut, au-dessus de la surface articulaire postérieure car il n'y a pas d'échancrure intercondylienne, en bas ils viennent se perdre sur les épines du tibia. Il n'y a pas trace de ligaments de renforcement périphériques, une fois seulement nous avons trouvé une bandelette fibreuse aplatie, allant de la face cutanée du condyle externe à la face postérieure de la tête du péroné. L'extrémité supérieure du péroné n'est pas articulaire, pas plus que dans la variété précédente, cette tête peut occuper une position variable, et être rapprochée de la face latérale du tibia, ou de la face cutanée du condyle externe, mais toujours la capsule la tapisse, et très souvent un bloc fibreux est interposé entre le péroné et l'os voisin ; une fois même nous avons trouvé un petit osselet

arrondi compris dans ce bloc fibreux entre la tête du péroné et le tibia.

D'une *façon constante* il existe un ligament aplati, rubanné, brillant et nacré tendu entre le tibia et le bord inférieur du péroné près de son extrémité inférieure. L'origine du *ligament tibio-péronier* se fait toujours à l'extrémité inférieure du tibia lorsque celui-ci a une forme tronconique ; il se détache de la face convexe de la lamelle osseuse, quand le tibia a une forme de cupule ; il permet de reconnaître comme tibia, un des osselets de la capsule, quand il n'y a qu'un semis osseux. Représentant la corde de l'arc décrit par le péroné, le ligament vient s'insérer en s'épanouissant sur le bord postérieur de l'os, en général un peu au-dessous de l'épaississement de ce bord, au-dessous des gouttières où s'engagent les tendons de l'extenseur commun et des péroniers latéraux (Fig. 36 et 37). C'est là en général la seule insertion inférieure du ligament ; dans trois ou quatre cas cependant, nous l'avons vu se bifurquer tout près, de son insertion, une branche se comportant comme nous venons de le décrire, l'autre se portant vers le tarse où elle se fixait sur la face supérieure et sur la face interne du corps de l'astragale (Fig. 47 et 48). Du bord externe du ligament se détache un plan fibreux très mince qui va se fixer sur le péroné constituant peut-être une membrane interosseuse. Sur un sujet nous avons vu un ligament tibio-péronier double ; les deux branches naissaient de la partie inférieure du tibia et divergeaient tout de suite, une allant à la partie inférieure du bord postérieur du péroné juste au niveau de l'épaississement, l'autre gagnant beaucoup plus haut le bord postérieur du péroné à peu près à la partie moyenne de la courbe du segment supérieur.

L'*articulation du cou de pied* est tout à fait anormale. Il n'existe pas de mortaise tibio-péronière, le tibia n'existant pas, et le péroné venant seul s'articuler avec le tarse. L'astragale est de par ce fait fortement modifié, il n'y a pas de surface articulaire sur la face supérieure du corps, ni sur sa face interne. Le calcanéum et l'astragale fusionnés ont versé sur leur flanc interne qui regarde en bas, et nous avons vu la surface articulaire unique astragalo-calcanéenne située sur la face externe des deux os (Fig. 40). Nous connaissons également les deux surfaces articulaires taillées aux dépens de la face interne de la

malléole péronière, l'une répondant à la surface astragaliennne, l'autre à la surface calcanéenne une crête sépare les deux facettes péronières. Le péroné vient reposer sur le tarse, s'appuyant en quelque sorte sur lui. Une capsule très épaisse, blanche et dense s'insère au pourtour des surfaces articulaires, péronière et tarsienne. De la crête séparant les deux facettes du péroné naît dans toute la longueur un ligament épais à sa partie postérieure, mince à sa partie antérieure, il cloisonne en quelque sorte l'articulation, et vient s'insérer en arrière à la partie postérieure du corps de l'astragale, sur un petit tubercule.

Muscles.

La disposition des muscles n'est pas profondément troublée par les anomalies du squelette. Les modifications sont très localisées ne portant que sur les muscles auxquels manque le point d'insertion normal. Et encore les modifications ne portent pas sur toute l'étendue du muscle mais uniquement sur l'extrémité en rapport avec le segment osseux altéré. Tous les muscles de la hanche sont normaux, la partie supérieure des muscles qui naissent du bassin ou du segment supérieur du fémur est également normale. Nous allons passer en revue les différents muscles de la cuisse, de la jambe et du pied, dans l'ordre où nous les avons étudiés dans le chapitre d'anatomie normale.

Le biceps fémoral (fig. 41) présente une origine et une direction normales, il possède ses deux faisceaux. Le faisceau superficiel prend son insertion habituelle par un petit tendon sur le bord externe de la rotule, les fibres profondes gagnant la face cutanée du condyle externe. Souvent l'insertion rotulienne n'est pas très forte, et l'insertion fémorale est particulièrement développée. Le chef profond est très modifié, sa large expansion aponévrotique est très réduite ; vu la torsion de la jambe elle ne recouvre pas la masse charnue des jumeaux, elle s'insinue dans le très étroit intervalle qui sépare la face externe de la cuisse, de la jambe et contournant de dedans en dehors la face de la jambe tournée vers le sol elle vient sur la ligne médiane se continuer avec l'expansion du demi-tendineux, s'intriquant en même temps avec l'aponévrose jambière. Souvent un renfor-

cement de la lame fibreuse, véritable arcade aponévrotique à concavité inférieure unit les deux muscles biceps et demi-tendineux vers leur partie supérieure, juste au-dessous du genou, en embrassant transversalement la face antérieure de la jambe. Dans un cas seulement, cas dans lequel le rudiment de tibia



Fig. 41. — Type A. Le biceps fémoral et le demi-tendineux. — 1. Grand fessier. — 2. Biceps (chef superficiel). — 3. Biceps (chef profond). — 4. Demi-tendineux.

était assez volumineux, nous avons vu le chef profond du biceps prendre insertion sur toute la hauteur de la partie externe de l'os.

Le demi-tendineux (fig. 41) a une disposition tout à fait classique jusqu'au moment où il atteint le segment jambier ; étant donné le renversement de la jambe, le demi-tendineux est disposé presque frontalement à ce niveau, son bord postérieur étant devenu externe, le muscle encore charnu à cette hauteur contourne la jambe, et vient au devant de l'expansion constituée par le faisceau profond du biceps, nous avons vu comment les

deux muscles se continuaient l'un avec l'autre. Comme pour le biceps nous n'avons vu qu'une seule fois le demi-tendineux prendre insertion sur le rudiment de tibia.

Le demi-membraneux (fig. 42) par ses insertions jambières est modifié en raison des mêmes causes, il est recouvert superficiellement par le demi-tendineux au moment où il atteint la jambe, il s'insinue entre les jumeaux et le demi-tendineux, généralement il ne jette aucun trousseau fibreux sur la rotule qui est très reportée en dehors, et se transformant en une lame

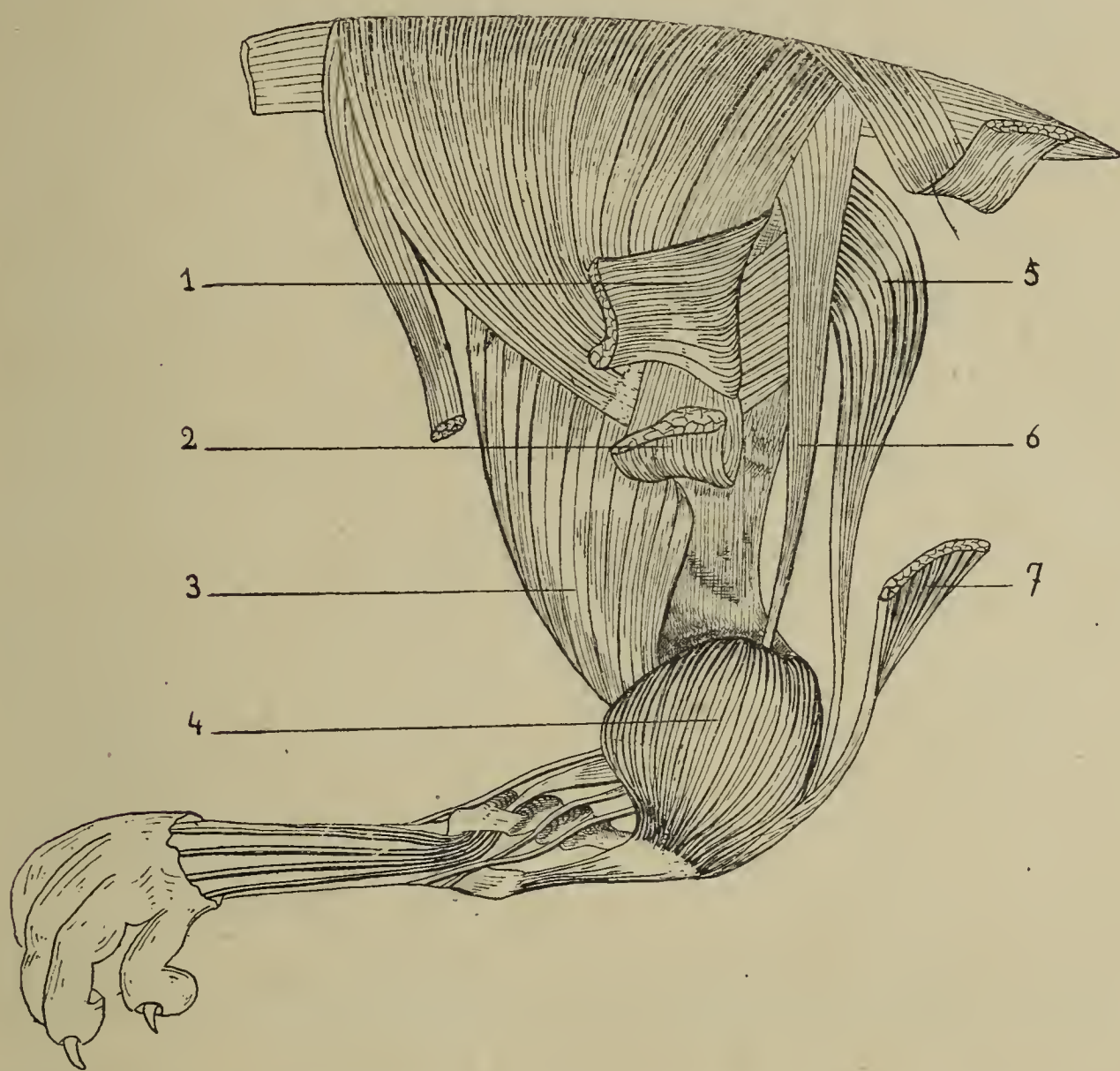


Fig. 42. — Type A. La deuxième couche musculaire de la face externe de la cuisse et les muscles jumeaux. — 1. Biceps (chef profond). — 2. Biceps (chef superficiel). — 3. Quadriceps. — 4. Jumeaux. — 5. Demi-membraneux. — 6. Ischio-condylien. — 7. Demi-tendineux.

fibreuse il partage les insertions du demi-tendineux se confondant et s'intriquant le plus souvent avec lui. Le *droit interne* (fig. 43) constitué par deux chefs, ne rencontre pas de plan

osseux sur lequel il puisse se fixer ; atteignant la partie interne du segment jambier, il chemine sous les téguments, il est situé en avant du demi-tendineux qui lui-même masque le demi-membraneux. Le droit interne s'applique sur la masse des jumeaux et devient fibreux, embrassant la jambe il atteint la ligne médiane et se perd sur l'aponévrose jambière et en bas sur l'arcade aponévrotique jetée entre le biceps et le demi-tendineux.

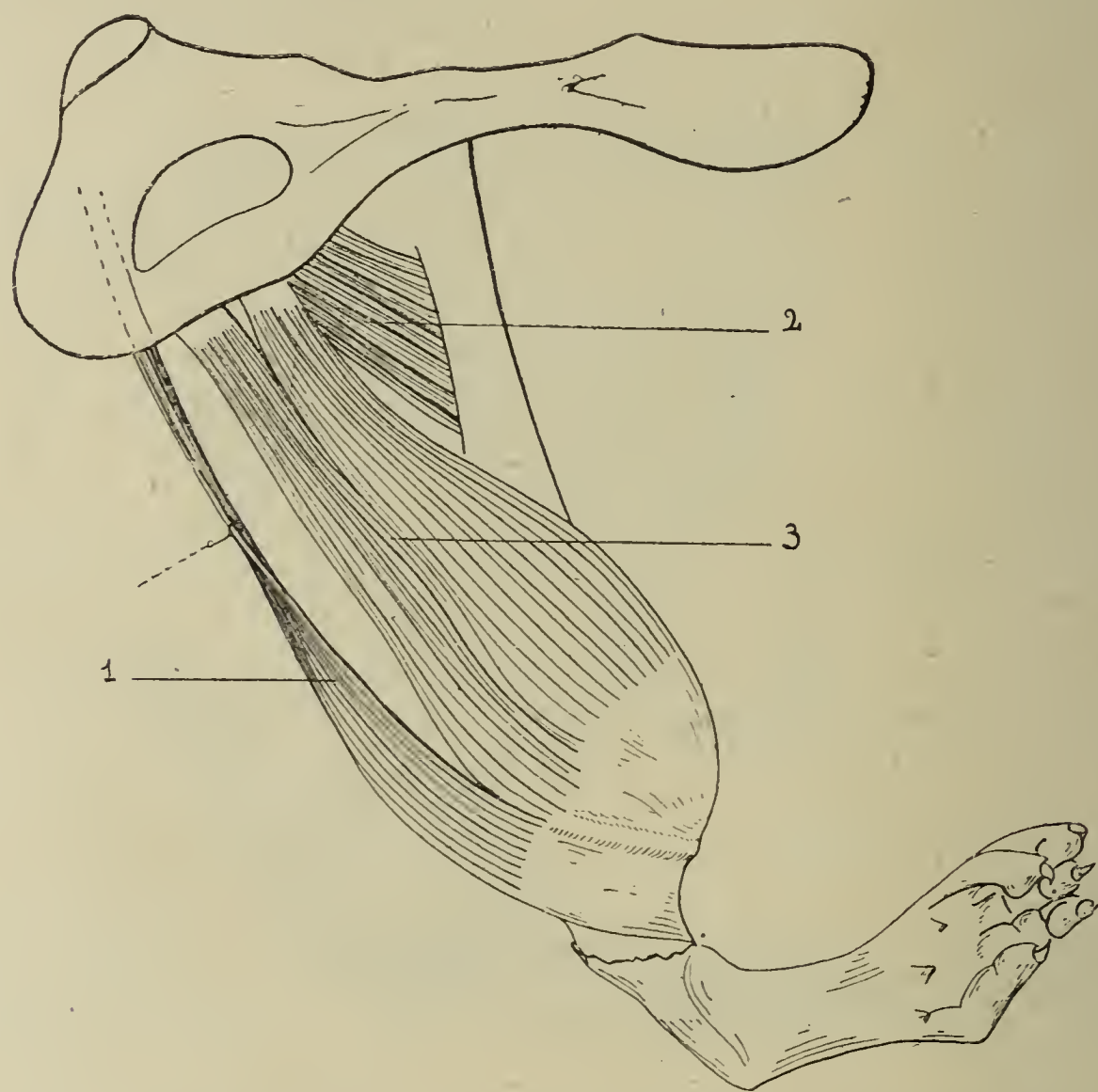


Fig. 43. — Type A. Les muscles de la face interne de la cuisse. — 1. Demi-tendineux. — 2. Moyen adducteur. — 3. Droit interne.

En résumé tous les muscles qui descendent de la région pelvienne et qui normalement viennent s'insérer sur la partie supérieure des os de la jambe, forment dans le cas d'absence congénitale du tibia un surtout fibreux épais qui embrasse les faces latérales et la face antérieure de la jambe, les fibres se continuant d'un côté à l'autre.

Au niveau de la jambe, tous les muscles sont modifiés, les

uns par suite de l'absence du tibia, les autres par suite des anomalies du péroné. Les *jumeaux* (fig. 42) ne sont pas nettement divisés en un muscle externe et un muscle interne, le plus souvent il existe une masse unique, que l'on ne peut diviser ni sur son trajet ni au niveau de son origine. L'origine des jumeaux à la face postérieure du fémur, se fait dans une excavation qui surmonte les condyles rapprochés, il n'existe pas comme sur les sujets normaux une fossette au-dessus de chacun des condyles. La masse charnue unique constitue une lame épaisse et puissante qui s'applique sur la face postérieure de la jambe, se moulant sur la convexité du péroné, cette masse charnue est sensiblement plus courte que la masse des jumeaux normaux, elle se porte en arrière et en dehors, croisant en somme la direction du péroné, naissant en dedans de lui, elle le recouvre et à sa terminaison se trouve placée en dehors de lui ; elle masque les muscles péroniers latéraux. Le tendon d'Achille naît à la face postérieure de la jambe, très court et très puissant il bride la partie externe de la face postérieure de la jambe, et vient prendre une insertion puissante à la face postérieure du calcaneum ; cette insertion ne se fait pas comme normalement suivant le bord qui unit la face postérieure à la face inférieure de l'os, mais étant donné la position du calcaneum, couché sur sa face interne, l'insertion du tendon d'Achille se fait suivant la ligne qui unit la face postérieure de l'os à sa face externe. Il faut remarquer combien les jumeaux continués par le tendon d'Achille brident fortement la face postérieure et la face externe de la jambe, tapissée par les péroniers latéraux, et à quel point les muscles ont perdu de leur longueur.

Le *muscle soléaire* a une disposition absolument normale, naissant par un petit tendon à la face postérieure de la tête du péroné, on le voit en soulevant la partie externe de la masse des jumeaux. Le *plantair grêle* et le *poplité* ne nous semblent pas exister, nous n'avons jamais pu isoler de faisceaux musculaires que l'on puisse homologuer à ces muscles. Le *fléchisseur péronier* se voit bien lorsqu'on regarde la jambe par sa face postérieure, il occupe presque toute la largeur de cette face. Très développé comme sur les sujets bien constitués il naît de la face postérieure du péroné au-dessous du soléaire, il descend à la face postérieure de la jambe, son tendon aplati et très épais

s'applique contre la face interne du calcanéum, mais soit par suite de la courbure du pied, soit par suite du très petit développement du *sustentaculum tali*, le tendon n'est pas plaqué contre l'os ; si on regarde le pied de haut par sa face dorsale on voit le bord interne du tendon dans la concavité du bord interne du pied, ceci va bien avec la courbure exagérée du tarse, et permet de rappeler ce que FARABEUF dit du pied bot varus-équín « arc osseux trop long, corde de parties molles trop courtes ». Le mode de division du tendon est normal. Les *lombricaux* ne présentent rien de particulier à signaler. Le *tibial postérieur* est impossible à isoler. Le *long péronier latéral* (Fig. 44) n'est pas très développé, il naît directement par des fibres charnues de la partie supérieure de la face externe du péroné, excavée en gouttière longitudinale, au contact des origines de l'extenseur commun et du court péronier latéral. Le muscle, fusiforme, est très court ; il est en grande partie masqué par le gros ventre charnu de l'extenseur commun, sous lequel il s'insinue. Le tendon terminal apparaît très haut, il se dégage de l'extenseur commun et apparaît au bord externe des jumeaux. Le tendon se porte en bas en dehors, il croise le bord postérieur du péroné et s'engage là dans la gouttière osseuse moyenne, laissant au-dessous et en avant de lui la gouttière de l'extenseur commun, au-dessus et en arrière la gouttière du court péronier latéral. Dégagé de la gouttière osseuse où il est maintenu par des tractus fibreux transversaux, le tendon glisse en arrière de la face cutanée de la malléole externe et s'applique sur la face externe du calcanéum, gagnant la face externe puis la face inférieure du cuboïde, à partir de ce moment le muscle présente des rapports normaux. En arrière de la malléole externe le tendon est souvent malaisé à disséquer, caché par la forte saillie que fait souvent le bord postérieur de cette malléole et maintenu contre la capsule articulaire par de fortes brides fibreuses. Le *court péronier latéral* (Fig. 44) est très développé, il est étalé en éventail, il prend origine directement par des fibres charnues, sur la face externe excavée en gouttière du péroné, depuis les origines du long péronier latéral jusqu'un peu au-dessus de l'épaississement du bord postérieur. Les fibres convergent en bas et en avant, remplissant la concavité du péroné. Le tendon terminal appa-

rait, étalé en éventail à la face superficielle du muscle, se rétrécissant et s'aplatissant, il se porte en bas et en arrière, et s'engage dans la gouttière osseuse la plus supérieure du bord postérieur du péroné, maintenu là par des brides fibreu-



Fig. 44. — Type A. Les muscles de la jambe. — 1. Tibial antérieur. — 2. Extenseur commun. — 3. Jumeaux. — 4. Long péronier latéral. — 5. Court péronier latéral. — 6. Tendon d'Achille.

ses, il descend derrière la malléole externe en arrière du long péronier latéral, pour croiser sa face profonde en se portant en avant sur la face externe du calcanéum ; sa terminaison est normale. Le *muscle tibial antérieur* (Fig. 44) est assez développé, son origine est naturellement très anormale, quelques

rare fois, nous avons vu ses fibres profondes, se détacher du rudiment de tibia, la presque totalité des fibres charnues, naissent de la face inférieure concave de la tête du péroné, tout près de la pointe. Le tendon apparaît à la moitié de la hauteur de la jambe, et passe sur la face cutanée de la malléole externe, tout près du bord antérieur de cette malléole, puis s'applique sur la face dorsale du tarse, gagnant le bloc des cunéiformes et la base du premier métatarsien. Sur certains sujets le tendon du tibial antérieur ne gagnait pas le squelette mais allait se perdre sur le tendon du fléchisseur péronier, après avoir contourné le bord interne du pied. L'*extenseur commun des orteils* (Fig. 44) est un gros muscle fusiforme très développé, il naît directement par des fibres charnues de la concavité de la tête du péroné, en arrière du tibial antérieur et à son contact en avant du long péronier latéral qu'il recouvre ; par sa face superficielle le muscle reçoit un fort trousseau charnu venu d'un tendon qui se fixe sur la face cutanée du condyle externe. Le muscle descend dans la concavité du péroné, le tendon apparaît au moment où le muscle atteint le péroné, il s'engage dans la gouttière osseuse la plus inférieure. Dégagé de la gouttière le tendon s'applique sur la malléole externe et entouré d'une synoviale il passe sur la face antérieure de l'articulation du cou de pied, avant de venir se diviser en branches terminales sur la face dorsale du pied.

Les *muscles de la plante du pied* ne présentent aucune anomalie constante.

Des *coupes histologiques* de différents muscles, et particulièrement du biceps fémoral, muscle très profondément atteint quant à ses insertions, nous amènent à modifier dans une certaine mesure sans les infirmer les conclusions de SALMON : « Un premier point à signaler est la parfaite intégrité du tissu musculaire des ectroméliens. Ce tissu en l'absence de processus pathologiques surajoutés, est histologiquement sain ; il ne présente ni dégénérescence, ni atrophie véritable. Ceci est un fait qui résulte des observations d'un grand nombre d'auteurs et des nôtres ».

Ce qui nous a frappé à un examen même rapide, c'est l'*augmentation assez considérable du nombre des noyaux dans le muscle anormal* ; nous ne cherchons pas à expliquer le fait

nous ne faisons qu'une simple constatation. SCHIEFFERDECKER en une série de mémoires a étudié la disposition, le nombre et le volume des noyaux, dans les différents muscles de l'homme et de certains animaux, il a montré la variation de la masse nucléaire suivant les diverses conditions physiologiques. PRENANT insiste sur le fait qu'il se produit une multiplication amitotique des noyaux dans toute transformation physiologique ou pathologique. L'étude de sujets d'autre origine serait nécessaire pour savoir si le phénomène est également constant dans les processus tératologiques.

Type B (Fig. 45). — Les malformations sont les mêmes dans leur ensemble; la position et les courbures du péroné varient seules. Le *fémur* présente au niveau de son extrémité inférieure les modifications déjà vues. Le *tibia* n'est représenté que par un très court segment en tronc de cône. Le *péroné*,

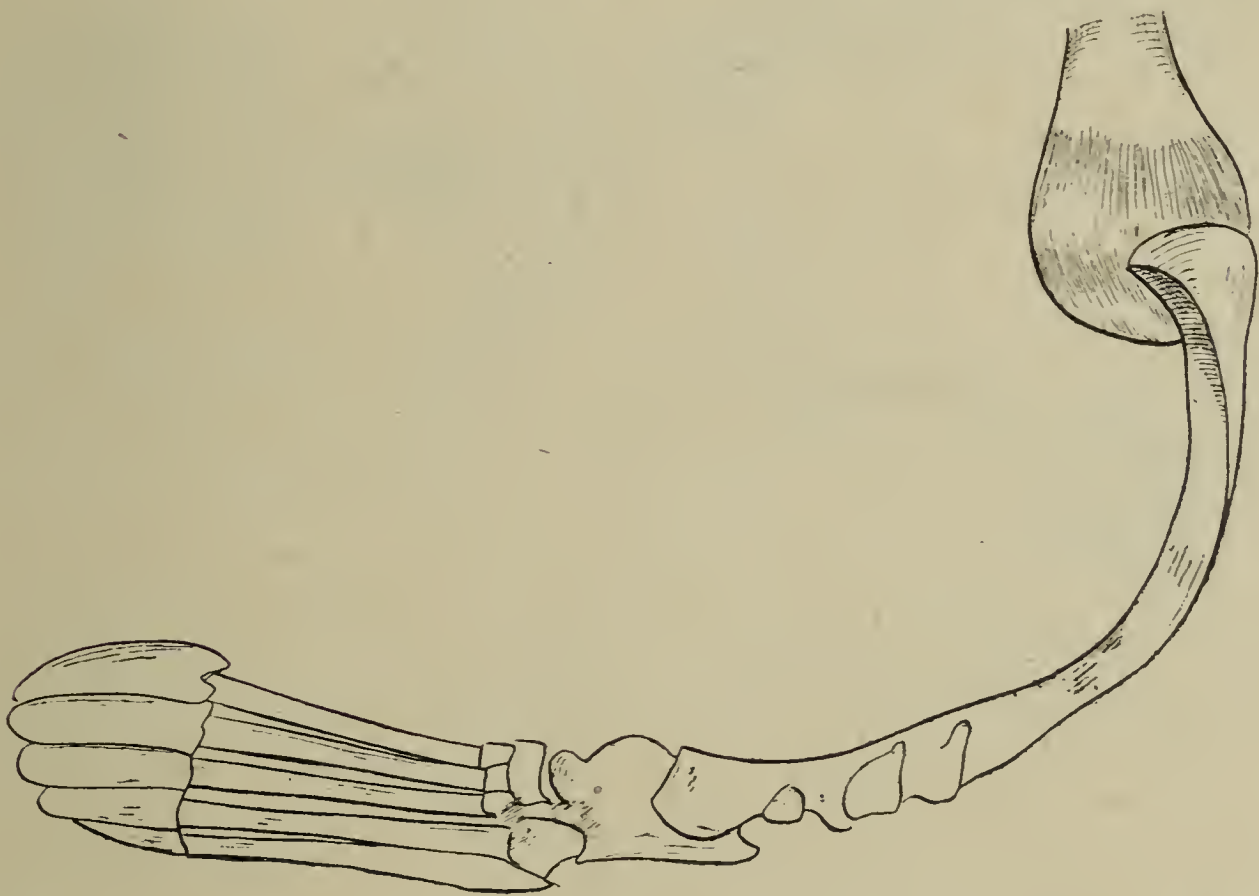


Fig. 45. — Squelette du type B. — L'articulation du genou est vue par face antérieure.

qui présente avec la capsule articulaire du genou les rapports que nous avons vus en étudiant le type précédent, décrit dans son ensemble une grande courbe à concavité antérieure, interne et légèrement supérieure; le rayon de la courbe est assez grand

dans les trois quarts supérieurs de l'os, il diminue brusquement dans le quart inférieur. La tête du péroné est dirigée la pointe en arrière et par suite de cette bascule de l'os, la face anatomique externe, celle qui donne origine aux muscles péroniers est dirigée en dedans. A la jonction des trois quarts supérieurs et du quart inférieur du bord postérieur de l'os (bord postérieur anatomique qui ici regarde en avant) on voit les gouttières superposées qui livrent passage aux tendons extenseur commun et péroniers. A partir du point où sont creusées les gouttières on voit la face cutanée de la malléole en continuité avec la face interne (anatomique) du péroné et la face



Fig. 46. — Squelette du type C. — Le fémur est vu par sa face externe.

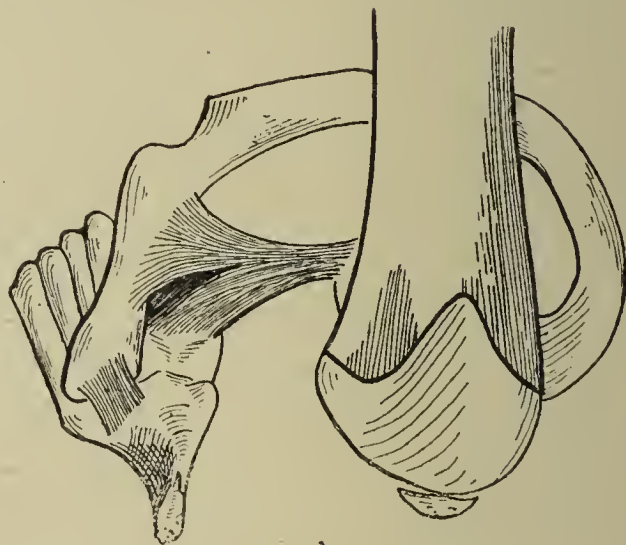


Fig. 47. — Squelette du type E. — Le fémur est vu par sa face antérieure (Variété de face dorsale en haut, le 5^e orteil est près du corps).

articulaire de la malléole en continuité avec la face où prennent origine les péroniers latéraux ; la torsion s'est donc produite. L'extrémité inférieure de la malléole est très épaissie, sa face cutanée regarde en avant ; les surfaces articulaires avec le tarse sont très larges, n'occupant pas seulement la face interne de la malléole mais aussi son bord inférieur épaissi devenu une véritable face. Par ses surfaces articulaires la malléole repose sur le tarse, s'appuyant sur sa face supérieure. Le

squelette du pied est très modifié, le *calcaneum* et l'*astragale* sont intimement fusionnés *mais ils ont leur position normale*, c'est-à-dire que leur face plantaire regarde en bas. L'*astragale* est très réduit, il est toujours difficile et quelquefois impossible de reconnaître le corps, le col et la tête, sur certaines pièces l'*astragale* apparaît comme un simple bord osseux, épais, limitant en dedans la facette articulaire creusée sur la face supérieure et sur la face externe du *calcaneum*. Le tarse antérieur forme en général un bloc unique ; le pied est fortement enroulé en varus. Le ligament tibio-péronier, et les muscles sont très comparables à ce que nous avons vu en étudiant le type A.

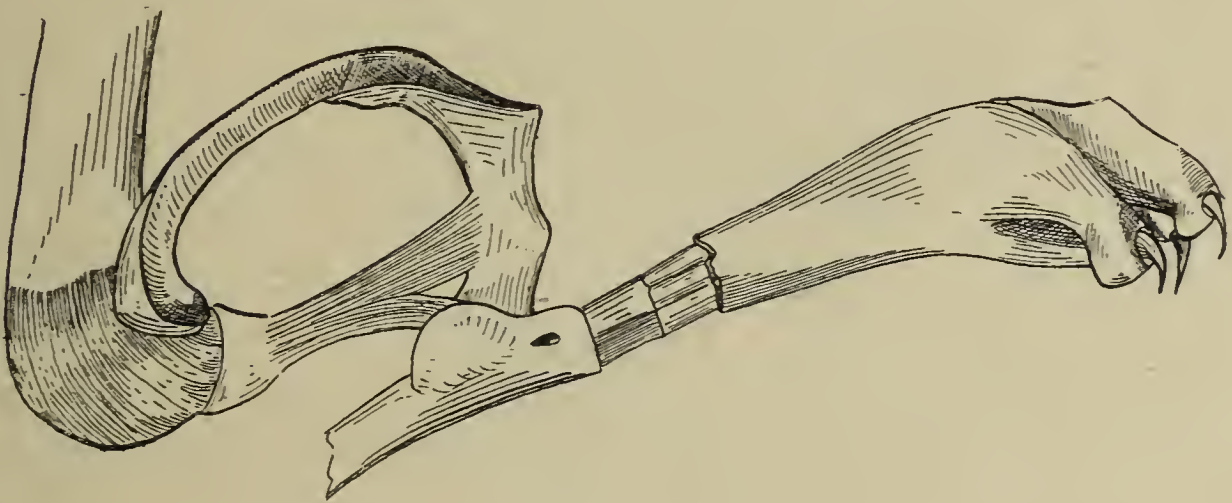


Fig. 48. — Squelette du type E. — Le fémur est vu par sa face externe. Le rudiment de tibia se porte presque directement en arrière. L'extrémité postérieure du calcaneum est très rapprochée de la face postérieure de l'articulation du genou.

Type C (Fig. 46). — Le péroné doit seul retenir l'attention. Il se porte presque directement en arrière en décrivant d'abord une forte courbe à concavité interne, puis au niveau de son tiers inférieur une seconde courbe à concavité externe et antérieure. Toutes les modifications vues dans les deux premiers types se retrouvent ici.

Type D. — Ce type ne mérite pas de description spéciale ; ce n'est qu'une très légère modification du premier.

Type E (Fig. 47 et 48). — Cette variété est caractérisée essentiellement par la très forte courbure du péroné, dont les deux extrémités sont très rapprochées, de telle sorte que l'apophyse postérieure du calcaneum vient presque au contact de l'extrémité de l'ébauche du tibia. Le péroné est dirigé presque directement

en arrière, sa tête répond à la face antérieure du fémur ou à la face cutanée du condyle externe. La face postérieure de la tête péronière regarde en bas, il en résulte que la face cutanée de la malléole regarde en dedans et que le 5^e orteil est celui qui

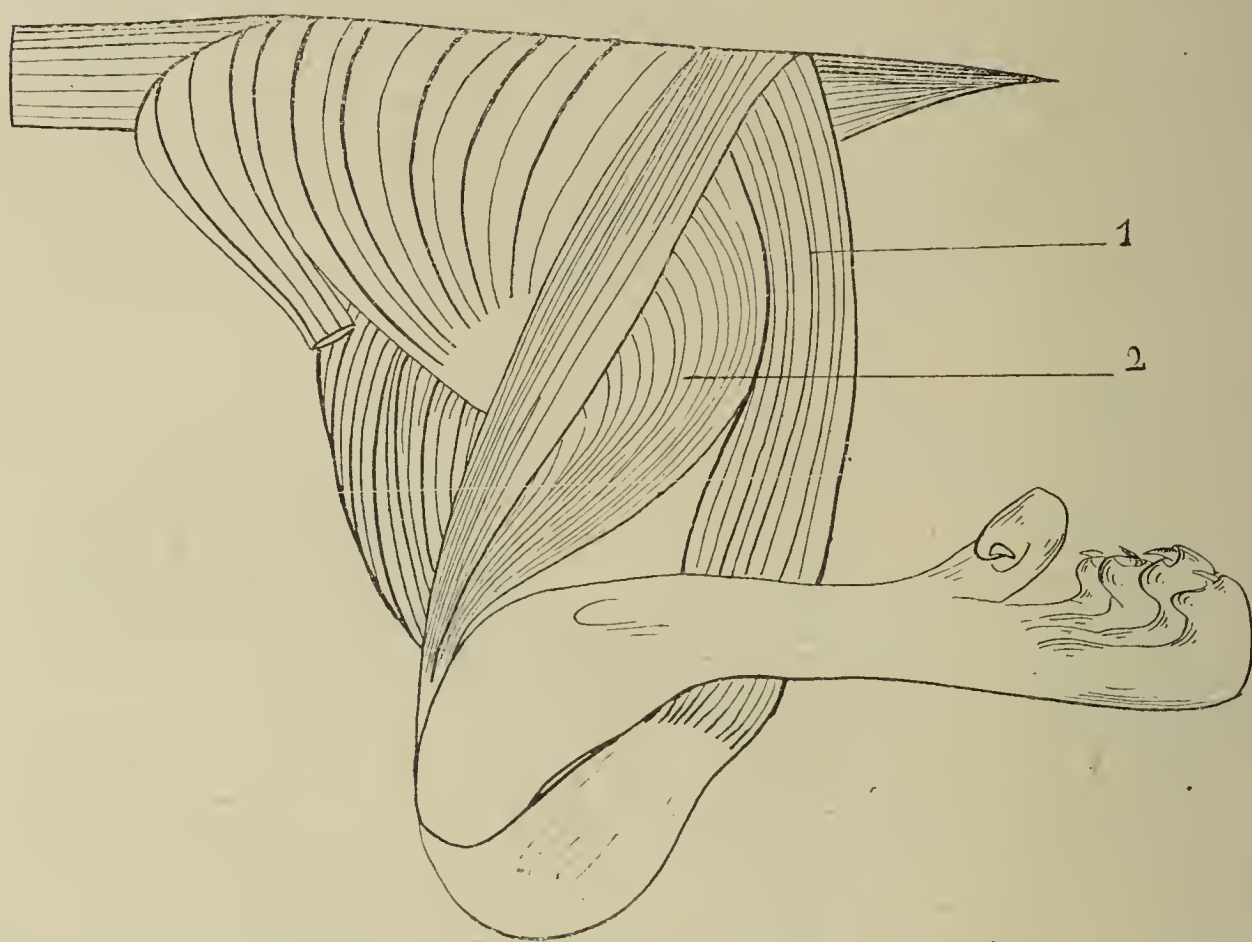


Fig. 49. — Type E. — Couche superficielle des muscles de la face externe de la cuisse (Variété face dorsale du pied en bas, le gros orteil est près du corps). — 1. Demi-tendineux. — 2. Biceps.

est le plus rapproché du corps. Généralement le squelette du pied, très déformé, n'est pas enroulé en varus. Dans cette variété nous avons vu le plus souvent le ligament tibio-péronier divisé en deux branches à son extrémité inférieure : une allant au péroné, l'autre au corps de l'astragale particulièrement réduit.

Par suite de la position de la jambe, les muscles semblent au premier abord présenter un trajet particulièrement compliqué ; en réalité par l'étude du squelette il est très aisé de se rendre compte de ce trajet. Le demi-tendineux (Fig. 49 et 50) passe en dessous puis en dehors de la jambe, l'embrassant dans une courbe à concavité supérieure pour venir se continuer avec le biceps qui se termine comme chez tous les sujets anormaux.

Le triceps sural (Fig. 50) s'enroule également au dessous puis en dehors de la jambe, recouvert par le demi-tendineux, recouvrant le plan de l'extenseur commun et des péroniers latéraux.

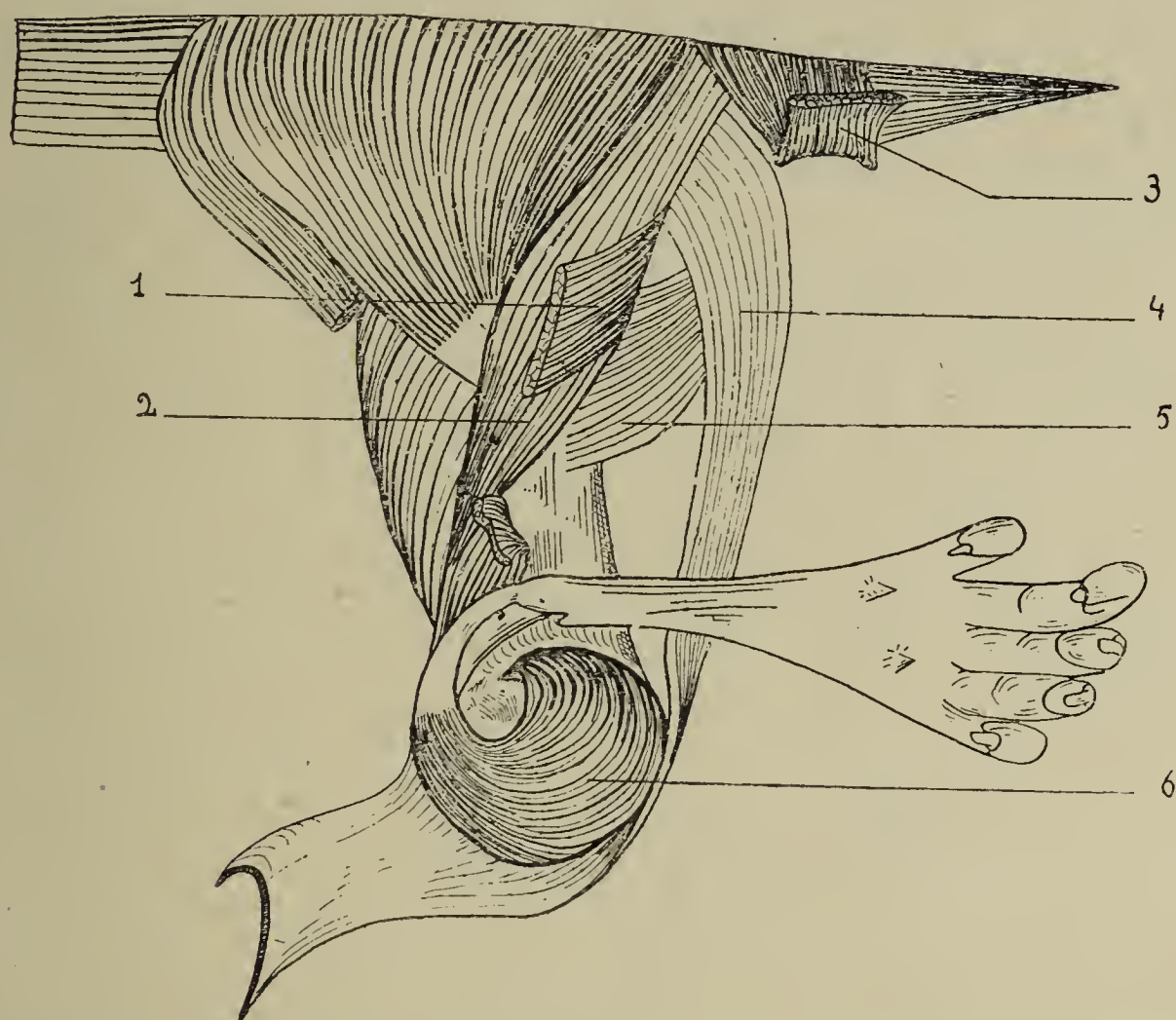


Fig. 50. — Type E. — Deuxième couche musculaire de la face externe de la cuisse et triceps sural. — 1. Biceps (chef profond). — 2. Biceps (chef superficiel). — 3. Demi-tendineux. — 4. Demi-membraneux. — 5. Grand adducteur. — 6. Jumeaux.

Anomalies des orteils

Ectrodactylie. — Dans les 16 cas où il n'existe que quatre orteils c'est toujours le gros orteil qui manque. En effet l'orteil le plus interne possède trois phalanges alors que le gros orteil n'en possède normalement que deux ; de plus il fait suite à un métatarsien presque aussi long que les deux suivants. La seule modification qui se produise c'est que les tendons qui se fixent normalement sur le gros orteil (jambier antérieur, long péronier latéral) viennent se fixer sur le deuxième orteil. Un fait est intéressant à signaler c'est que l'absence du gros orteil

coïncide toujours avec des malformations très prononcées des os du tarse ; dans tous ces cas, le scaphoïde et les cunéiformes constituent un bloc unique, ou même tous les os du tarse sont fusionnés. La face antérieure du bloc scapho-cunéen s'articule avec les deux orteils les plus internes, alors que le cuboïde, lorsqu'il est isolé des autres os, s'articule avec les deux métatarsiens les plus externes. Dans aucun cas il n'y a d'enclavement de la base du deuxième métatarsien.

Polydactylie. — La polydactylie est relativement fréquente, nous en avons trouvé dix-neuf cas reconnaissables à première vue, de plus la dissection nous a montré qu'elle était plus fréquente, car il n'est pas rare de la voir coexister avec la syndactylie. Comme l'ectrodactylie, la polydactylie coïncide le plus souvent avec des anomalies importantes des os du tarse, fusion-

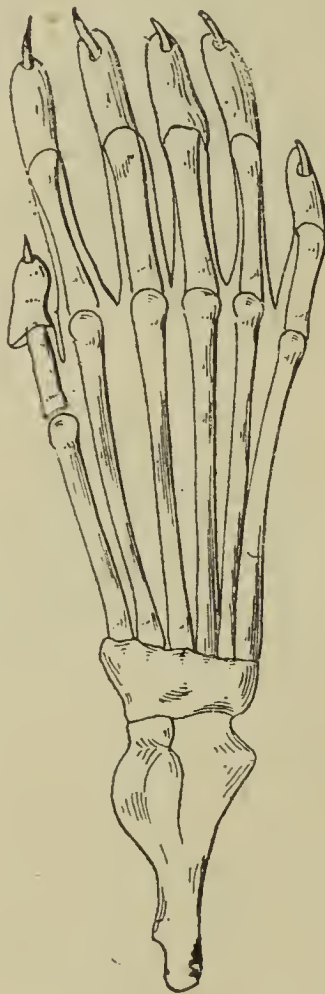


Fig. 51. — Polydactylie ; il existe 6 orteils et 6 métatarsiens.

nement et déformation de ces os. Toutes les variétés de polydactylie se rencontrent. Dans près de la moitié des cas l'anomalie siège sur les métatarsiens en même temps que sur les phalanges ; c'est-à-dire qu'il existe six métatarsiens (Fig. 51). La base

de ces métatarsiens s'articule avec le bloc tarsien unique, ou dans les cas plus rares de division de ce bloc, les deux métatarsiens externes s'articulent seuls avec le cuboïde, les quatre autres avec le bloc scapho-cunéen.

Le métatarsien interne présente les caractères de longueur et d'épaisseur ordinaires du premier métatarsien, le métatarsien le plus externe est en tout semblable au cinquième métatarsien normal. Les phalanges du segment le plus interne sont comme nombre et comme volume celles d'un gros orteil. Dans les autres cas de polydactylie il n'existe que cinq métatarsiens (Fig. 52) mais un de ces métatarsiens le plus souvent le deuxième est prolongé par un double rayon de phalanges qui divergent en V. La tête du métatarsien présente une surface articulaire divisée en deux champs par une crête antéro-postérieure ; sur chacun de ces champs s'articule une phalange. Un des rayons est absolument normal, l'autre rayon est le plus souvent un peu déformé ; souvent la première phalange est volumineuse, tra-



Fig. 52. — Polydactylie.
Un métatarsien est prolongé
par deux séries de phalanges.



Fig. 53. — Polydactylie. Orteil
en apparence double.

pue, commençant par une base très renflée. Le second rayon est en général déjeté un peu latéralement. C'est cette forme d'hyperdactylie qu'ALBRECHT considérerait comme une simple dactyloschise atavique, cette disposition se retrouvant à l'état normal chez certains poissons.

Poly-syndactylie. — Les 19 cas d'orteils en apparence doubles, c'est-à-dire divisés à leur partie antérieure par un petit sillon longitudinal superficiel et présentant une griffe de chaque côté de ce sillon, ne sont en réalité que des cas de polydactylie compliqués de syndactylie. A la dissection on voit que sur la tête de la deuxième phalange s'articulent deux troisièmes phalanges. Celles-ci sont normales et reliées entre elles par le revêtement cutané qui leur forme une gaine commune (Fig. 53). Dans quelques cas plus rares une des deux troisièmes phalange n'a pas de connexions directes avec la deuxième phalange, mais courte et rudimentaire, elle est reliée à la tête de la deuxième phalange par un petit ligament. Il existe enfin quelques cas d'orteils présentant deux griffes, une de ces deux griffes ne répond à aucune partie squelettique, mais à l'intérieur de cette griffe conformée normalement en cornet, on trouve un *cordon fibreux*. Ces cas de poly-syndactylie doivent nous arrêter ; les cas semblables sont rares, ROBLOT (1906) n'a pu réunir que 45 observations de cette anomalie chez l'homme. KLIPPEL et RABAUD ont étudié la question en rapportant une observation personnelle. Nos cas sont du reste très comparables au leur, un peu plus simples cependant. Nous avons constaté l'existence d'un double rayon se détachant de la phalangine alors que dans le cas de KLIPPEL et RABAUD le rayon surajouté affectait de plus des connexions avec l'orteil voisin. Un fait nous paraît intéressant à retenir c'est l'existence des ligaments reliant soit une phalange rudimentaire soit une griffe isolée, à la tête de la phalangine. Même dans le cas de griffe isolée, on peut voir un cas de polydactylie.

Syndactylie. — La syndactylie est fréquente et d'une façon presque constante (13 fois sur 14), elle porte sur les deux orteils internes. Nous n'avons jamais trouvé que de la syndactylie cutanée, cependant le premier métatarsien et le gros orteil, bien qu'absolument indépendants du deuxième au point de vue osseux, sont assez sérieusement modifiés. Tout le rayon est grêle, le premier métatarsien est aussi long que le deuxième et le premier orteil présente *trois phalanges*. L'hyperphalangie est une malformation banale chez l'homme. NOEL (1913) après HILGENREINER, BAUCHET, DUBREUIL-CHAMBARDEL et PUYHAÜBERT, a insisté sur le fait ; néanmoins, on peut se demander sans qu'il soit pos-

sible de trancher la question, s'il s'agit bien de simple hyperphalangie. Etant donnée l'augmentation de volume du métatarsien, les malformations du tarse, et le développement très normal de la phalangine, nous nous trouvons peut-être en présence d'un cas de poly-syndactylie s'accompagnant d'ectrodactylie du gros orteil.

Système vasculaire

Quelle que soit la variété tératologique examinée, on ne trouve que très peu de modification dans le système vasculaire. Les artères ont un volume absolument normal, elles cheminent dans les mêmes interstices que les artères des souris normales, leur division se fait au même point. Une seule fois, malgré l'emploi de la loupe binoculaire avec un très fort grossissement, nous avons pu suivre l'artère ou une des artères nourricières du péroné.

Système nerveux périphérique

Les nerfs périphériques ont une disposition absolument normale, à peine au niveau de la jambe peut-on remarquer quelques particularités dans le trajet des filets musculaires, mais le fait n'est pas à retenir, il est uniquement sous la dépendance de la disposition musculaire.

Système nerveux central

Macroscopiquement la moelle ne semble pas modifiée. Le renflement lombaire est à peine indiqué chez la souris normale, il est donc bien difficile de mettre en évidence une réduction de volume.

Histologiquement nous n'avons examiné que des coupes colorées à l'hématéine et à l'éosine. Nous avons comparé les coupes, avec des coupes de moelle normale. La forme de la substance grise et son étendue ne présentent aucune modification. Nous ne voyons pas, non plus, qu'il y ait un changement dans la forme et le nombre des cellules ; *mais nous ne voulons pas être trop affirmatif*, et poser des conclusions fermes ; il nous

paraît indispensable de continuer cette étude, en employant une autre technique.

L'intégrité probable de la substance grise médullaire ne doit du reste pas surprendre. Dans les cas de phocomélie, et dans les cas d'héminémie, les auteurs signalent une atrophie des renflements médullaires correspondants, atrophie unilatérale ou bilatérale suivant qu'un membre est atteint ou que les deux le sont. Ils signalent de plus une diminution du nombre des cellules au niveau de la corne postérieure. Le fait n'a rien qui doive étonner ; il est évident que la réduction considérable du membre, le non développement d'une partie importante des masses musculaires, ne peuvent qu'entraîner des dispositions médullaires anormales, ou être entraînées par elles. Mais ici le volume du membre n'est pour ainsi dire pas changé, les muscles présentent la même masse (quelques petits faisceaux seuls sont absents), leur consistance est normale, ils ne sont pas atrophiés, ils ne sont pas dégénérés ; les téguments ne présentent pas de modification, ils sont normaux et leur surface n'est pas réduite d'une façon appréciable. Dans l'ectromélie longitudinale intercalaire héli-segmentaire, seul un fragment bien minime du squelette fait défaut. Les rapports de la moelle et du membre tératologique, sont presque identiques aux rapports de la moelle et du membre normal. Il ne serait donc pas étonnant de ne trouver aucune modification au niveau du névraxe.

Anomalie en apparence unilatérale

Dans un certain nombre de cas, l'anomalie paraît extérieurement unilatérale, le membre du côté opposé semble seulement un peu raccourci, le segment jambier mesure un centimètre de long alors que normalement il mesure 15 millimètres. A la dissection on s'aperçoit que le squelette est très altéré et nous nous trouvons peut-être là en présence d'une forme de passage (Fig. 54). La symétrie des anomalies existe donc d'une façon constante chez ces animaux provenant d'un même élevage et ceci confirme les faits antérieurement connus, signalés par ISIDORE GEOFFROY-SAINT-HILAIRE et mis en évidence par SALMON. Par contre en parcourant la littérature et surtout la littérature

médicale on voit les anomalies unilatérales très souvent relevées ; et ceci même dans les observations de date récente ou la radiographie permet un examen complet du squelette, observations dans lesquelles des troubles même légers ne devraient pas passer inaperçus.

Le *péroné* est très augmenté de volume, il est sept ou huit fois plus gros que normalement. Le *tibia* existe mais moins volumineux que sur les sujets témoins. A sa partie supérieure son épaisseur est tout au plus égale aux deux tiers de l'épaisseur d'un tibia normal. Les deux os de la jambe sont indépendants

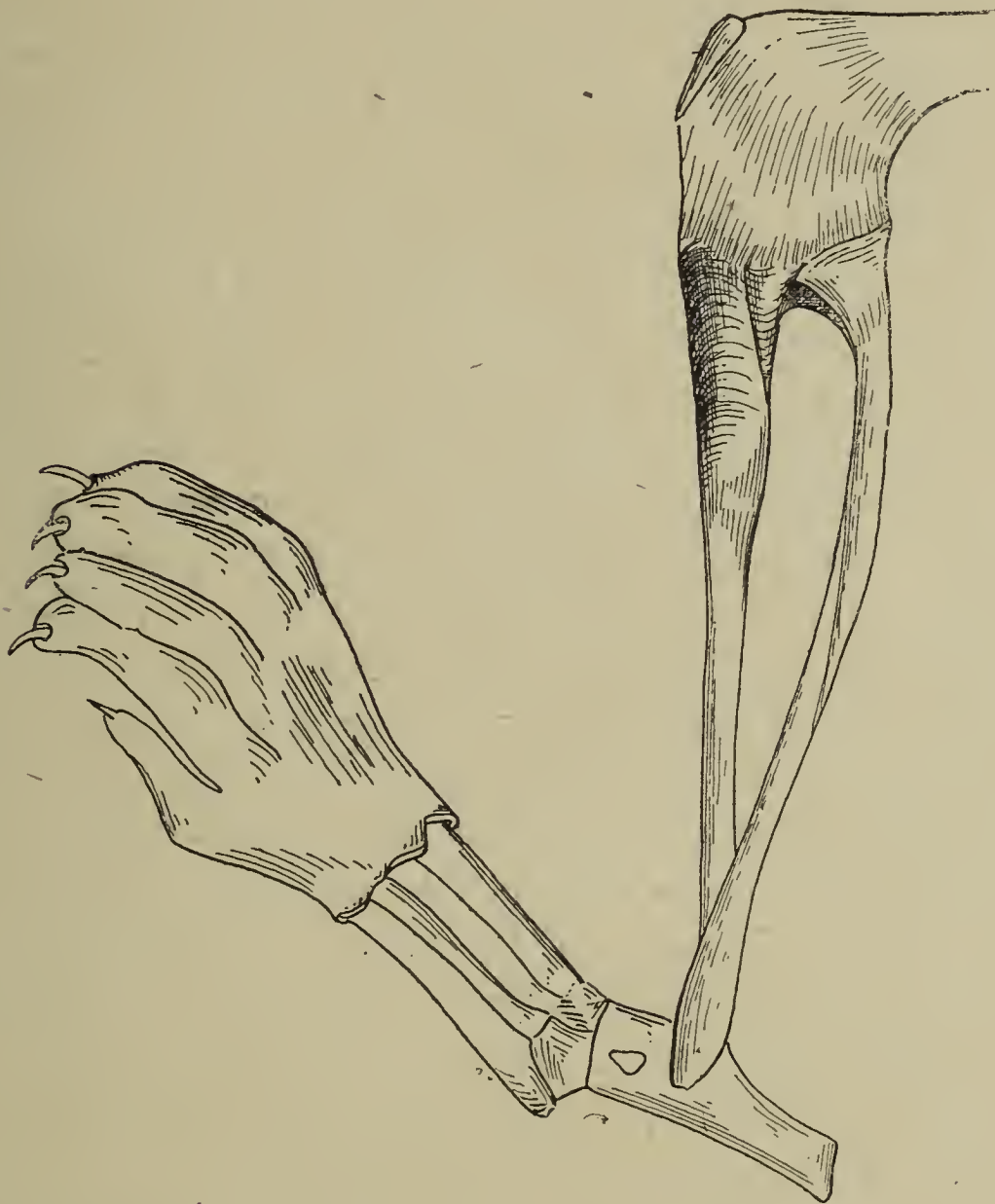


Fig. 54. — Squelette du membre en apparence normal. L'anomalie semblant unilatérale.

sur toute leur hauteur et certains mouvements de torsion peuvent se passer dans les articulations péronéo-tibiales supérieure et inférieure. Les deux os sont d'abord très fortement écartés

à leur partie supérieure, puis le péroné vient presque au contact du tibia, dans le quart inférieur; à un premier examen, fait superficiellement, on pourrait croire qu'il y a accollement, mais il n'en est rien, et par la dissection attentive on peut toujours apprécier un prolongement du ligament interosseux qui s'enfonce en coin entre les deux os descendant presque jusqu'à l'articulation tibio-tarsienne, ce prolongement unit fortement les deux os.

Le péroné est, à sa partie supérieure, placé en arrière et en dehors du tibia, il s'en rapproche en décrivant une courbe à concavité antérieure et interne de long rayon. Il en résulte que l'espace interosseux est très large à sa partie supérieure, beaucoup plus étroit en bas. La tête du péroné est volumineuse, décrivant une forte courbe à concavité antérieure, inférieure et interne, elle présente une face antérieure assez fortement excavée, une face postérieure et externe, une face postérieure et interne, ces deux dernières faces sont lisses. Au niveau de la partie toute supérieure de la tête les deux faces postérieures sont tapissées par la capsule et viennent se mettre en rapport avec la partie externe de la face inférieure du condyle externe, mais *il n'y a pas d'articulation*; il y a simple contact par l'intermédiaire de la capsule. Signalons en passant que cette disposition se rencontre chez les achondroplases et qu'elle existe normalement au cours du développement. La face antérieure de la tête peut être suivie au niveau du corps, où elle se prolonge sur une face excavée en gouttière longitudinale qui d'abord antérieure devient externe; la gouttière longitudinale (champ d'origine des péroniers latéraux) cesse à l'union des deux tiers supérieurs et du tiers inférieur de l'os. La malléole externe est très développée, beaucoup plus que normalement, mais beaucoup moins que dans les cas d'absence congénitale du tibia; sur sa face interne se trouve une surface articulaire, qui s'articule seulement avec la face externe du corps de l'astragale.

Le tibia est tout à fait normal, bien que de proportions réduites. Son extrémité inférieure présente une malléole interne bien développée et s'articule avec la face supérieure et la face interne du corps de l'astragale.

L'extrémité inférieure du fémur est normale avec une échancrure intercondylienne bien développée.

L'articulation du genou est tout à fait classique avec ménisques et ligaments croisés, la seule chose digne de remarque est que la surface tibiale laisse libre la partie externe de la face inférieure du condyle externe et que la tête du péroné, *non articulaire*, vient par sa face postérieure se mettre au contact de ce segment osseux laissé à découvert.

Sur tous les sujets présentant cette anomalie réduite nous avons toujours trouvé le tarse bien constitué.

Conclusions

Tous les animaux étudiés au point de vue anatomique proviennent d'un même élevage, nous avons déjà insisté sur l'importance de ce fait. Ils présentent tous la même disposition essentielle : *l'absence congénitale du tibia*. Adoptant la classification devenue classique après les travaux de RABAUD, DELANGLADE et SALMON, il faut les considérer comme des ectroméliens à modification intercalaire hémi-segmentaire longitudinale.

L'aspect extérieur de l'animal est très modifié, mais rien ne permet de préjuger de la nature de l'anomalie, et encore moins de dire si l'os est partiellement ou totalement absent. L'animal ne peut s'appuyer sur son membre, il se traîne sur l'abdomen. Le segment jambier est très raccourci, il est épaissi ; le pied est plus long que normalement. La position du membre est très variable ; on peut cependant trouver facilement un certain nombre de types. Ces types sont reconnaissables très peu de temps après la naissance et la position n'est pas acquise secondairement par l'animal fixant son membre dans la situation qui le gêne le moins.

L'anomalie est *toujours bilatérale*, dans quelques cas assez rares, elle paraît unilatérale, mais la dissection permet de déceler des dispositions squelettiques et musculaires, établissant une forme de passage entre l'état normal et la malformation complète.

Les anomalies des orteils, ectrodactylie, polydactylie, syndactylie sont fréquentes.

Dans *aucun cas* nous n'avons trouvé de cicatrice cutanée comparable à celles que les auteurs décrivent dans l'ectromélie et qu'ils attribuent à la présence de brides amniotiques.

La division de l'anomalie en deux grandes variétés : absence partielle et absence totale, ne doit pas être conservée. Dans les cas *dits* d'absence totale on peut toujours retrouver un fragment osseux (quelquefois gros comme une tête d'épingle) que ses connexions permettent de reconnaître comme tibia. Les travaux sur l'absence congénitale du fémur ont déjà attiré l'attention sur ce point.

D'une *façon constante* il existe un ligament occupant la place du tibia : ce ligament prolonge le tibia partiellement déficient ou en tenant entièrement lieu dans les cas *dits* d'absence totale. La présence de ce ligament doit être retenue, ce n'est pas un fait particulier. Nous avons trouvé un tel ligament remplaçant d'autres os que le tibia, que ces os soient normaux ou surnuméraires (polydactylie). Le péroné est très fortement modifié, non seulement il est augmenté de volume et de longueur (bien qu'il ne supplée en rien le tibia absent) mais de plus il est aplati, incurvé et *tordu suivant son axe longitudinal*. La loi d'OLLIER (deux os étant parallèles, lorsqu'un de ces os vient à ne pas avoir sa longueur normale, le second os s'incurve et s'aplatit) ne peut expliquer qu'en faible partie ces modifications ; l'embryologie pourra peut-être donner un éclaircissement.

A côté de ce fait constant (absence du tibia remplacé par un ligament) il existe dans une très grande proportion, d'autres dispositions anormales, portant sur le tarse, le métatarse et les orteils. Les os du tarse peuvent être *fusionnés* et le sont souvent, certains peuvent manquer. Le pied prend l'aspect du pied-bot varus, enroulé sur lui-même et aux dépens de son bord interne et aux dépens de sa face plantaire ; avec tassement des os en dedans allongement en dehors. L'enroulement du pied porte surtout sur le tarse, lorsqu'il est marqué il détermine un glissement dans l'articulation de Lisfranc les métatarsiens sont reportés vers la partie externe, le segment interne du tarse antérieur n'est pas articulaire.

Toutes les anomalies des orteils sont possibles, ectrodactylie, polydactylie, syndactylie, poly-syndactylie et même, *peut-être*, fait que nous n'avons vu signalé nulle part : poly-syndactylie avec ectrodactylie. Les anomalies des orteils coïncident toujours

avec de grandes malformations du tarse, soudure et atrophie des os.

Ces dispositions anormales des orteils paraissent accessoires, mais comme l'a montré SALMON, il faut les placer sur le même plan que l'anomalie qui paraît la principale.

Les modifications de l'extrémité inférieure du fémur souvent poussées très loin sont seulement surajoutées. Un simple examen comparatif de nos pièces permet d'affirmer que les modifications fémorales sont corrélatives aux modifications des plateaux tibiaux. Ce n'est pas là un fait nouveau, SALMON étudiant chez les ectroméliens les connexions des rudiments squelettiques avec les os normaux, insiste sur le fait et rapporte plusieurs observations.

La disposition de toutes les articulations est régie par cette loi, et toutes les modifications, si considérables soient-elles, en découlent. Insistons seulement sur ce fait que le péroné, seul os du squelette jambier, n'est pas articulaire avec le fémur.

Le système musculaire est au complet, seuls manquent quelques muscles, normalement très peu développés et ne jouant chez l'animal bien constitué qu'un rôle infime. Tels sont le tibial postérieur et le plantaire grêle. Plus singulière est l'absence constante du muscle poplité ; à première vue on pourrait attribuer son agénésie, soit à la disparition partielle ou totale de son point d'origine, soit à la perte absolue de sa fonction (La flexion de la jambe sur la cuisse et la rotation en dedans de la jambe ne se faisant pas sur les sujets vicieusement conformés). En réalité ces hypothèses ne peuvent entrer en ligne de compte ; en effet les muscles ischio-jambiers (biceps, demi-membraneux, demi-tendineux) ont perdu leur point d'insertion, leur action physiologique est nulle (ces muscles antagonistes, rotateur de la jambe en dehors et en dedans viennent sur les sujets anormaux se continuer l'un avec l'autre) ; ils existent cependant, leur direction et leur volume sont normaux.

Les muscles du membre abdominal situés à distance du segment jambier sont bien conformés et seuls sont modifiés les muscles dont les points d'origine ou d'insertion sont venus à manquer. Ces muscles ne présentent point de modification dans leur segment en rapport avec les os sains, une de leurs extrémités est seule modifiée. Leur nouveau point d'implantation est

constant, proche du point normal et disposé de telle sorte que le muscle conserve sa direction (même s'il a perdu son action). Ce nouveau point d'implantation peut être osseux, le muscle se fixant sur l'os voisin (Tibial antérieur), presque constamment, les fibres devenues tendineuses viennent s'entrecroiser et s'intriquer avec les fibres analogues des différents muscles qui ont perdu leur point d'attache, et ainsi se trouve formé une sorte de surtout fibreux bridant le segment dépourvu d'os. L'étalement en éventail et l'augmentation de volume du court péronier latéral est difficile à expliquer, il ne peut être question ici d'une adaptation physiologique secondaire, car le muscle normalement rotateur du pied en dehors a perdu une grande part de son rôle par suite des modifications osseuses. Le système vasculaire est bien constitué.

Nos recherches concordent bien avec les faits énoncés par SALMON qui, dans la plupart des cas d'ectromélie longitudinale, trouve les muscles au complet en l'absence des os de la région.

Histologiquement, les muscles ne sont ni dégénérés ni atrophiés, le seul point à mettre en évidence est l'augmentation du nombre des noyaux. Cette augmentation, si elle n'a pas été signalée dans les processus tératologiques, est bien connue dans les cas pathologiques, elle existe également au cours des modifications physiologiques.

Le système vasculaire est bien constitué, les artères ont leur volume normal.

Le système nerveux périphérique est normal, les quelques modifications que l'on peut relever dans les collatérales des gros troncs nerveux, sont en rapport direct avec les variations musculaires. Nous n'avons pas fait d'examen histologique des troncs nerveux ; SALMON a montré que dans l'ectromélie en général il y avait souvent une diminution des tubes nerveux compensée, parfois, par une hyperplasie des éléments interstitiels.

Le système nerveux central ne paraît pas modifié, la substance grise a sa forme et son étendue habituelle, les cellules de la corne postérieure ne semblent pas réduites au point de vue du nombre. Le fait ne doit pas étonner ; la surface et le volume du membre ne sont pas changés ; les muscles sont normaux quant à leur nombre, à leur degré de développement et leur structure ; les rapports entre le membre et le névraxe sont donc les mêmes que sur les animaux normaux.

CHAPITRE IV

MORPHOGÉNIE

L'ectromélie fut isolée des autres malformations par Isidore GEOFFROY-SAINT-HILAIRE ; DARESTE en reprit l'étude. Depuis l'époque relativement ancienne de leurs travaux, de nombreux cas isolés ont été publiés, des statistiques assez importantes établies, des théories multiples émises pour expliquer la nature de l'anomalie ; aucune de ces théories n'est arrivée à détrôner les hypothèses des premiers auteurs, on les trouve encore exposées comme définitives dans tous les traités classiques. Ce n'est qu'après 1900 que les travaux successifs de RABAUD et de ses élèves montrèrent la véritable nature de l'anomalie. La première œuvre d'ensemble sur l'ectromélie est la thèse de sciences de SALMON.

En 1908 SALMON réunit un grand nombre d'ectroméliens et peut donner, non seulement une description anatomique très complète, mais étant donné le jeune âge des sujets, il peut aussi montrer la nature du processus ectromélien. Les sujets groupés par SALMON venaient de sources très différentes et toutes les variétés d'ectromélie étaient représentées.

Le matériel que nous avons eu à notre disposition est tout différent. Si nous n'avons pu étudier qu'une seule variété de l'anomalie [ectromélie longitudinale, intercalaire, hémisegmentaire (absence congénitale du tibia)], les sujets étaient assez nombreux et en assez bon état, pour que nous ayons pu étudier par la dissection les plus petits détails anatomiques. Nous avons pu ainsi établir la fixité de certaines dispositions. Alors que certaines conclusions étaient impossibles à formuler après étude de sujets isolés et souvent en mauvais état, la source unique et connue de notre élevage a une valeur capitale, elle nous

permet de confirmer la véracité de faits connus, en particulier au sujet de l'origine et de la nature de l'anomalie ; elle nous permet d'éliminer radicalement certaines des théories émises.

Cet élevage continué pendant plusieurs années ne nous a pas seulement mis à même d'étudier l'anatomie de l'anomalie, mais il nous a permis également de constater certains caractères généraux des ectroméliens ; nous voulons surtout parler de la fécondité très restreinte de ces sujets. Le fait a été signalé par Isidore GEOFFROY-SAINT-HILAIRE, nous l'avons constaté pendant toute la durée de l'élevage. Alors que les souris normales, et placées dans des conditions comparables donnent une portée tous les 20 jours environ, la durée de la gestation étant de 17 à 18 jours, les Souris ectromèles ne se reproduisent que quatre ou cinq fois par an ; un assez grand nombre sont totalement stériles. Le nombre des petits est très réduit, il n'est pas rare de voir des portées de 10 souriceaux chez les animaux normaux, les souris ectromèles ont rarement plus de trois ou quatre petits, elles n'en ont quelquefois même qu'un seul. La durée de la vie génitale est également très écourtée. Cette fécondité réduite est bien un caractère de la constitution générale des ectroméliens, elle n'est pas due comme on pourrait le croire tout d'abord, à une difficulté de l'accouplement. Malgré les malformations des membres abdominaux et la façon dont la bête se traîne sur le sol, le coït est possible. Il est important de faire remarquer qu'il n'existe aucune anomalie des organes génitaux externes et internes, et que le bassin osseux est également bien conformé, à peine un peu plus incliné en arrière que normalement. Il n'existe même pas l'aplatissement transversal signalé par MEYER (de Zürich) dans le cas de double pied bot invétéré.

Nous nous trouvons en présence d'une anomalie complexe d'apparence, intéressant non seulement le segment jambier, mais également et cela dans la plupart des cas, les segments terminaux du membre. Le fait qui frappe tout d'abord, celui qui semble le fait principal et qui a donné le nom à la malformation, est l'absence *apparente* de la totalité ou d'un segment plus ou moins étendu du tibia. Le péroné, hypertrophié, incurvé, tordu sur son axe donne un aspect tout à fait particulier au

membre. Les modifications du squelette du pied, souvent très profondes, sont presque constantes ; fusionnement des os du tarse, anomalies de toute nature des orteils. Les modifications des articulations et des muscles sont parfois très marquées.

On peut se demander quelle est la valeur de chacun des éléments de l'anomalie.

Le tibia osseux ne se présente pas toujours sous le même aspect, il peut sembler faire totalement défaut, il n'en est rien, d'une façon constante on trouve un petit segment osseux ; la recherche de ce nodule est parfois délicate, et peut nécessiter l'emploi d'instruments donnant de forts grossissements. D'autres fois le tibia osseux est représenté par un segment assez long présentant l'apparence d'une partie de l'os normal. Quel que soit l'aspect extérieur de l'os, long ou court, simple nodule sans forme appréciable, ou fragment bien modelé comparable à une partie de l'os normal, il est d'une façon *constante* prolongé par un tractus fibreux qui, anatomiquement, occupe la place exacte que devrait tenir le tibia normal.

Tous les caractères du ligament montrent qu'il occupe la place du tibia ; il est en continuité en haut avec le segment osseux, en bas il se perd sur le péroné, à la hauteur où normalement les deux os de la jambe se fusionnent chez les rongeurs. Sur quelques pièces, même, on peut le suivre le long de la partie inférieure du péroné jusqu'au niveau du tarse, la disposition du tibia normal est alors presque complètement réalisée. La membrane interosseuse, très ténue, vient se perdre sur le ligament, mais celui-ci ne peut être considéré comme un épaississement de cette membrane ; l'examen histologique montre la direction toute différente des fibres, longitudinales pour le tractus fibreux tibial, transversales pour la membrane interosseuse.

La *constance* du tractus fibreux doit retenir l'attention ; sa présence est quelquefois signalée, sa valeur a été très longtemps méconnue. RABAUD (1903) et SALMON (1908) montrent la véritable signification de cette formation ; ils mettent en évidence les anomalies de l'ostéogénèse. L'évolution du blastème axial peut être troublée, « la différenciation osseuse n'est pas la seule qui soit possible et tandis que certaines pièces évoluent vers le tissu

osseux, d'autres peuvent se différencier en tissu fibreux simple, ou en une variété quelconque de tissu conjonctif, ou même rester indifférentes à toute modification cellulaire » (SALMON). Une des preuves les plus nettes de l'exactitude du fait est apportée par certains examens radiographiques dans lesquels, le ligament n'étant pas appréciable, on voit un certain nombre de nodules osseux, formant une trainée occupant la place de l'os absent.

Cet *arrêt de différenciation* est un phénomène général. La présence d'un ligament peut être regardée comme constante dans tous les cas d'absence congénitale d'un os long. Si toutes les observations se rapportant à l'ectromélie longitudinale n'en parlent pas, c'est que beaucoup d'entre elles n'ont été établies qu'après des dissections très incomplètes, certaines même ne s'appuyant que sur des radiographies ; quelques auteurs ont nié l'existence du ligament en se basant seulement sur la palpation du sujet vivant.

La constance du phénomène apparaît si on ne se cantonne pas à l'étude de l'ectromélie longitudinale intercalaire, mais si on envisage l'absence des os en général. Si nous envisageons certaines anomalies beaucoup plus limitées, nous voyons qu'elles sont absolument du même ordre et qu'elles viennent confirmer notre opinion. En 1903 KLIPPEL et RABAUD rapportent l'observation d'un sujet dont le pouce gauche très réduit semble être un appendice relié à la peau du deuxième métacarpien ; le pouce est flottant. Il existe deux phalanges articulées entre elles, de forme normale, mais de dimensions réduites, un nodule représente la tête du premier métacarpien. Un ligament relie ce nodule au carpe. Au niveau du carpe on constate la diminution de volume du trapèze et du scaphoïde, ces os sont en même temps déformés. L'épiphyse radiale est un peu plus petite que celle de l'autre côté. Les auteurs signalent un cas semblable de DOLBEAU rapporté dans la thèse d'agrégation de J.-A. FORT.

En 1910 GASNE rapporte une observation un peu différente, ici l'arrêt de différenciation est poussé plus loin. Il s'agit d'un enfant de 7 ans, sans aucun antécédent. Le pouce du côté gauche est anormal, il a l'aspect d'un pouce surnuméraire, complètement mobile et ballant ; il possède deux phalanges. Il n'y a pas d'éminence thénar, l'avant-bras a une apparence nor-

male, mais est un peu moins long, et un peu moins gros que celui du côté opposé. A la radiographie on constate que les phalanges sont particulièrement grêles, la deuxième est à peu près normale et présente son point épiphysaire ; la première est très courte et ne possède pas d'épiphyse ; à sa base il existe un nodule osseux allongé, trop gros pour être pris pour son épiphysaire, d'autant plus que son axe est oblique par rapport à celui de la phalange. C'est un rudiment de métacarpien. Le carpe du côté atteint n'a pas de points d'ossification pour le semi-lunaire et le pyramidal, points qui sont déjà nets sur le côté opposé. Seuls apparaissent les points du grand os et de l'os crochu. Il existe une absence presque complète de l'épiphyse radiale, représentée déjà de l'autre côté par un gros noyau, le radius est plus grêle et plus court que du côté sain. Au cours de l'opération pratiquée en vue de débarrasser l'enfant de ce pouce inutile on vit qu'il ne tenait à la main que par la peau, il n'y avait pas de ligament représentant l'os absent, il n'y avait aucun tendon allant aux phalanges.

La présence d'un ligament tenant la place de l'os absent ne semble pas avoir été signalée dans les cas d'absence congénitale du fémur ; tout au moins les très rares travaux d'ensemble sur cette variété d'ectromélie n'en parlent pas. Le fait n'est pas signalé non plus dans les cas absolument exceptionnels d'absence congénitale de l'humérus. Il ne faut pas en conclure que le ligament n'existe pas et s'appuyer sur ce fait pour voir un rapport entre le ligament et la membrane interosseuse. Dans deux cas rapportés par AEBY et STRUTHERS nous voyons la partie antérieure de la première côte remplacée par un ligament qui gagne le sternum. TESTUT donne comme variété de rudimentation de la première côte la disparition de sa partie moyenne ou « si l'on veut sa division en deux tronçons l'un postérieur ou vertébral, l'autre antérieur ou sternal ; un trousseau fibreux unit l'un à l'autre les deux tronçons ». LEGENDRE rapporte un certain nombre de cas semblables.

STRUTHERS a vu l'arc antérieur de l'atlas représenté par un ligament contenant une écaille osseuse dans sa partie droite.

L'existence d'un tractus fibreux se voit également au niveau d'os anormaux.

WENZEL GRUBER (1869) qui a longuement étudié les côtes cervi-

cales signale que la partie antérieure ou la partie moyenne de la côte anormale peuvent être remplacées par un trousseau fibreux. LUSCHKA (1839), KEEN (1907), CHURCH (1919) rapportent des observations semblables.

Dans les cas de polydactylie cette hétéromorphose n'est pas exceptionnelle, nous l'avons rencontrée un assez grand nombre de fois sur les souris de notre élevage, et cela sous plusieurs formes. La troisième phalange très petite n'étant osseuse que dans sa partie distale, sa partie proximale étant représentée par un ligament la reliant à la deuxième phalange ; ou bien la troisième phalange manquant complètement, un ligament partant de la deuxième et allant s'enfoncer dans la cavité du corne net que forme la griffe.

Un fait de même nature se voit dans une anomalie rare, l'*Hallux varus congénital*. KIRMISSON en a réuni six observations, une personnelle, trois de TEICHMANN et deux de KLAUSSNER. Dans le cas de KIRMISSON une bride est située sur le bord interne du pied semblant maintenir le gros orteil dans sa situation anormale. La bride part de l'extrémité postérieure du premier métatarsien où elle s'insère sur une sorte d'apophyse cartilagineuse et va jusqu'à la base de la deuxième phalange où elle se termine sur une saillie osseuse anormale elle-même fusionnée avec la base de la phalange. KIRMISSON considère ce cas comme un cas de polydactylie, le ligament (dont l'examen histologique a montré la nature fibreuse) représenterait un orteil supplémentaire (KIRMISSON ajoute : avec son tendon). Ceci est bien d'accord avec les autres observations d'*hallux varus* dans lesquelles TEICHMANN (1902) et KLAUSSNER (1900) signalent d'une façon constante la polydactylie, simple ou compliquée de syndactylie. Un nouveau cas de KIRMISSON et BAILLEUL (1913) est encore plus démonstratif, dans ce cas il existait une double rangée phalangienne au niveau du gros orteil. De même un cas récent de NOVE-JOSSERAND (1918), étudié par la radiographie, cas dans lequel il existait sur le bord interne du pied une bride partiellement ossifiée.

Des faits précis viennent encore confirmer l'assertion que le tractus fibreux représente bien l'os absent, ce sont les observations dues à la simple dissection ou complétées par la radiographie qui montrent l'existence de petits noyaux osseux sur le

trajet du ligament. Cette disposition a été signalée dans plusieurs observations d'ectromélie longitudinale intercalaire, et nous savons que dans les cas d'absence congénitale du fémur, presque uniquement étudiés par la radiographie, les auteurs ont toujours vu quelques éléments osseux disposés en traînée.

Un fait du même genre est celui rapporté par LYDEKKER. Cet auteur cite un cas de LA VAN DE PAS, dans lequel chez un cheval de l'Argentine un des stylets très réduit, ayant la moitié de la longueur normale, était prolongé par un ligament.

Cette hétéromorphose du tissu mésenchymateux peut être opposée au phénomène inverse qui se passe quelquefois, bien que rarement au niveau de l'appareil hyoïdien. Dans les cas d'appareil hyoïdien complet (26 cas connus en 1906 d'après LE DOUBLE) le ligament stylo-hyoïdien est ossifié, et l'ossification se fait en des points bien déterminés amenant la formation d'une chaîne d'osselets, constants dans leur disposition, chaque osselet ayant du reste reçu un nom particulier, rappelant le développement phylogénique (?) de l'appareil. En dehors de cette ossification complète il n'est pas rare de trouver de petits points osseux dans l'épaisseur du ligament.

Les variations du ligament ptérygo-épineux de CIVININI représentent encore un phénomène de même ordre. L'ossification du ligament peut se voir, nous l'avons rencontrée dans 4,55 pour 100 des cas (étude faite sur 3.602 crânes). De même l'ossification du ligament innominé de HYRTL que nous avons vu dans 2,13 0/0 des cas. Chez les singes inférieurs l'aile externe de l'apophyse ptérygoïde se prolonge très en arrière, elle est perforée d'un trou dans lequel s'engagent les nerfs temporaux. L'étendue de l'aile externe diminue de plus en plus, et le *porus crotaphitico buccinatorius*, reste d'un canal osseux disparu chez les anthropoïdes et chez l'homme, n'est plus limité en bas que par le ligament; c'est là un point que nous avons essayé de montrer avec VIRENQUE. Il est possible de se demander si l'hétéromorphose ne peut être d'une autre nature, LE DOUBLE a réuni une vingtaine de cas de transformation charnue du ligament de CIVININI, une douzaine de ces cas sont dus à POLAND, récemment nous en avons personnellement observé un cas. Mais THEILE fait remarquer qu'un muscle et un ligament ptérygo-épineux peuvent coexister.

Cette évolution du mésenchyme vers le tissu fibreux, est ici une anomalie, mais il suffit de s'adresser à l'anatomie comparée pour voir que bien souvent c'est une évolution normale. Chez le bœuf, le mouton, la chèvre, le corps du péroné et son extrémité supérieure sont remplacés par un cordon fibreux ; chez les mêmes animaux les métacarpiens sont au nombre de deux : un principal, résultant lui-même de la soudure du troisième et du quatrième ; un autre rudimentaire, situé en dehors, et d'une façon inconstante un cordon fibreux longe le bord interne du métacarpien principal. Chez les cervidés les métacarpiens des doigts latéraux sont représentés par des tractus fibreux (cité d'après SALMON). A l'inverse de ce qui se voit dans l'ectromélie, le tissu mésenchymateux évolue parfois vers l'ossification et l'ossification constitue alors une anomalie. CHAUVÉAU et ARLOING signalent la possibilité de l'ossification du corps et de l'extrémité supérieure du péroné chez les ruminants, le squelette jambier prend alors l'aspect de celui des solipèdes. Les mêmes auteurs donnent des figures représentant l'ossification du métacarpien normalement fibreux ; « il peut se convertir en un métacarpien parfait ».

On doit se demander si le fait ne se voit pas également dans l'anatomie humaine normale ; nous voulons faire allusion, ici, au ligament de L. LABBÉ qui relie l'extrémité antérieure du 10^e cartilage costal au bord inférieur du 9^e.

L'hypertrophie du péroné est un fait difficile à expliquer. La loi d'OLLIER, hypertrophie en vue de suppléance, ne peut s'appliquer ici. La déformation générale du membre de par l'incurvation de l'os est telle que l'animal ne peut s'appuyer sur son pied, tout le segment situé au-dessous du genou ne lui est d'aucune utilité.

FÉLIX REGNAULT (1911) voit une cause vasculaire à l'hypertrophie du péroné « Les vaisseaux destinés normalement à l'os qui ne se développe pas sont atrophiés. Ceux du voisinage reçoivent donc une plus grande quantité de sang et l'os contigu ayant une plus riche vascularisation, se développe, s'hypertrophie, supplée en une certaine mesure l'os manquant ».

A cette théorie on peut faire une objection ; si nous envisageons le cas des Souris en apparence normales d'un côté, que

nous avons décrit plus haut, on voit le péroné très fortement hypertrophié alors que le volume du tibia ne présente aucune modification.

L'observation de DEL GRECO (1906) ayant trait à un cas d'absence congénitale du péroné prouve d'ailleurs que l'hypertrophie de l'os conjoint, si elle est habituelle, n'est pas absolument constante. Cette observation s'ajoute à celles de PARKER (1882) et de MYERS (1905) se rapportant à des cas d'absence du tibia.

Le simple examen anatomique doit faire rejeter l'hypothèse de REVERDIN et de LASKOWSKY (1885) qui cherchent à expliquer l'hypertrophie du péroné par son fusionnement partiel avec une partie du tibia.

L'incurvation de l'os conjoint, fait qui se retrouve dans toutes les variétés d'ectromélie longitudinale hémisegmentaire, est certainement plus facile à comprendre. Elle est en rapport avec la différence de prolifération des divers tissus. Le tissu cartilagineux prolifère plus vite que le tissu fibreux. Le ligament fixé au tiers inférieur du péroné s'allongeant moins vite que lui, l'os est forcé de se courber en arc, ses deux extrémités étant fixées plus proches l'une de l'autre qu'elles ne le sont normalement. Notons que l'incurvation est déjà très prononcée à la naissance, proportionnellement aussi marquée que chez l'adulte.

La torsion du péroné sur son axe ne nous semble pas avoir été signalée, elle n'est, tout au moins sur les pièces que nous avons eues entre les mains, décelable que par un examen minutieux de l'os.

Si ce n'était les gouttières obliques qui échancrent le bord de l'os et dans lesquelles glissent des tendons, on pourrait passer sur cette torsion et ne pas voir à un examen rapide la face cutanée de la malléole prolongeant la face interne du péroné.

Il est difficile de donner une explication de ce phénomène ; il s'agit là vraisemblablement d'un trouble très précoce de l'ostéogénèse, mais nous ne voyons ni la raison ni le mode de production de ce fait absolument constant sur notre matériel. Il est évident qu'il ne peut y avoir là qu'un phénomène mécanique et que le tibia fibreux intervient comme pour l'incurvation en gênant l'accroissement en longueur du péroné.

Cette torsion d'un os sur son axe longitudinal n'existe pas dans l'anatomie normale. La théorie de la torsion de l'humérus émise par BERTIN et par WINSLOW, défendue par Charles MARTINS (1857) et par GEGENBAUR (1868) n'est plus admise ; FOLTZ a montré que les bords de l'humérus ne présentent pas trace de torsion. CAMPANA a vu qu'au niveau de l'humérus pas plus qu'au niveau du fémur il n'y avait de fibres tordues. LE DAMANY étudiant la torsion normale ou pathologique des divers os longs a mis en évidence que cette torsion se passait au niveau du cartilage de conjugaison, à la jonction de la diaphyse et de l'épiphyse. Le péroné de nos sujets est tordu beaucoup plus haut, toujours au niveau de la diaphyse.

Les anomalies tarsiennes et métatarsiennes ne sont pas sous la dépendance de la malformation du segment jambier ; ce sont des anomalies de même ordre, ou plutôt elles représentent une partie de l'anomalie totale. Ce n'est qu'à un examen superficiel et parce qu'elles sont immédiatement moins visibles qu'on peut les considérer comme des anomalies de second ordre.

SALMON a insisté sur le fait, nous y reviendrons en passant en revue les théories qui ont essayé d'expliquer l'ectromélie.

Nous ne nous arrêterons pas sur les déformations des os adjacents, ni sur la disposition musculaire et nerveuse, il n'y a là que des faits bien connus, mis en lumière par SALMON ; nous n'avons pu que les confirmer, en apportant certaines précisions de détail, rendues possibles grâce au nombre des pièces que nous avons étudiées.

Les modifications des os adjacents sont peut-être de même nature plus probablement comme l'a soutenu SALMON, elles sont uniquement corrélatives à la disposition de l'os anormal ; une articulation du genou très bien conformée avec une extrémité fémorale tout à fait normale, peut se rencontrer alors que le tibia est très réduit, pourvu que les surfaces articulaires soient complètement modelées. Au contraire le fémur sera très fortement modifié, transformé en un véritable pilon, si l'extrémité supérieure du tibia n'est pas normalement constituée et cela quelles que soient la longueur et la forme du corps de l'os.

Le système musculaire est au complet, non atrophié non

dégénéré; nous considérons qu'il a subi une adaptation corrélative aux modifications du squelette, adaptation d'emblée et non pas adaptation fonctionnelle.

Nous ne pensons pas qu'il faille voir dans cette disposition musculaire une preuve de l'indépendance entre l'apparition de l'ébauche osseuse et de l'ébauche musculaire comme le veulent EHRLICH (1885) et BRAUS (1906). Pour l'affirmer il faudrait des recherches embryologiques d'une autre nature que celles que nous avons faites.

Les vaisseaux sont normaux.

Les variations du système nerveux périphérique sont insignifiantes en relation avec les variations musculaires.

Le système nerveux central n'est modifié ni dans sa structure ni dans son volume.

Les théories explicatives

De nombreuses théories ont été proposées pour tenter de donner une explication de l'origine de l'ectromélie. Nous n'avons pas l'intention de les exposer dans le détail; nous voulons seulement mettre en évidence les faits résultant de nos recherches confirmant ou infirmant les hypothèses émises jusqu'à ce jour.

Les théories d'Etienne GEOFFROY-SAINT-HILAIRE sur le rôle des adhérences et des brides; de DARESTE sur la compression amniotique ne sont pas encore universellement abandonnées; les travaux de RABAUD et de ses élèves ont cependant mis en évidence: 1° que les déformations ainsi provoquées n'ont pas le caractère de régularité et de symétrie qui est le propre des variations évolutives des anomalies; 2° que si l'anomalie peut coexister avec une bride amniotique, bien plus souvent elle existe sans bride; 3° que la bride ne peut agir que sur un organe déjà bien formé et isolé, sectionnant cet organe et laissant une cicatrice toujours bien visible; 4° que la compression amniotique ne peut être qu'un agent de déformation et non de variation tératologique; 5° que dans certains cas la poche amniotique ne se forme qu'après l'apparition de l'anomalie; 6° qu'il ne faut pas se baser sur l'aspect extérieur d'un embryon,

qui à la suite de compression peut simuler un type tératologique sans le posséder.

Nous ne citerons que pour mémoire les cas d'ectromélie longitudinale intercalaire attribués à la compression par des circulaires du cordon autour de la jambe (ROUBINOWITCH, 1898) ou de l'avant-bras (CODET-BOISSE, 1912).

Indépendamment de l'absence totale, et sans aucune exception de cicatrice, deux faits observés sur les sujets que nous avons étudiés viennent s'ajouter à ceux mis en valeur pour rejeter les théories mécaniques. Ces faits montrent une fois de plus que l'anomalie n'est pas limitée et que l'absence d'un os n'est pas le phénomène unique. Nous voulons d'abord faire allusion aux Souris présentant un membre normal *en apparence* alors que l'autre membre abdominal est déformé. Aucun phénomène de compression par quelque mécanisme que ce soit ne peut expliquer les faits que nous avons observés : augmentation considérable du volume du péroné, réduction de largeur du tibia, conformation normale des deux os qui cependant sont *indépendants* sur toute leur hauteur, permettant certains mouvements de torsions, fait absolument impossible chez les Rongeurs dont le tibia et le péroné sont soudés au niveau du tiers inférieur, dès avant la naissance. L'autre fait qui a une importance non moins grande a trait à des nouveau-nés, issus de parents en apparence normaux, mais ayant un grand-père anormal. Chez eux, aucune anomalie extérieure ; mais en examinant au microscope des coupes en séries, nous avons constaté des malformations tarso-métatarsiennes. Chez plusieurs, nous avons vu les cunéiformes fusionnés entre eux, totalement ou seulement par leur moitié postérieure ; un de ces sujets présentait de plus la triphalangie du gros orteil. Rappelons encore ici la fécondité très réduite des sujets.

Cherchant toujours à faire intervenir la compression, on a invoqué le rôle de certaines sclérodermies localisées comparables à l'aïnhum, ou amputation spontanée des orteils. La variété de sclérodermie incriminée « s'observe dans toutes les races, atteint les membres à n'importe quel niveau et est attribuée à une constriction intra-utérine par des brides anniotiques. Ebauchée à la naissance la section peut se compléter en quelques semaines ou en quelques années » (DARIER).

Parmi les théories mécaniques il faut encore classer l'hypothèse de BILLROTH qui fait intervenir une luxation congénitale et qui se demande si le péroné s'est développé pendant la vie fœtale ou s'il s'est atrophié ensuite.

La théorie musculaire de J. GUÉRIN reprise par DELPLANQUE tombe également au simple examen de nos sujets. Le fœtus serait atteint d'une affection comparable au tétanos, se manifestant par la contracture tonique de tous les muscles. Cette contracture retentirait sur le squelette. L'examen du système musculaire de nos Souris ne nous a jamais montré une telle contracture. Ajoutons que dans sa thèse DELPLANQUE rapproche des faits de natures très diverses, classant à côté d'un cas très net d'ectromélie, des malformations dues probablement à l'achondroplasie, et des phénomènes, relevant sans aucun doute des troubles de l'ostéogenèse, tels que le développement du péroné mais sans disparition du tibia.

Nous ne ferons que citer l'hypothèse de H. FRANÇAIS et de MAX-EGGER qui, rapportant un cas d'absence congénitale du radius, se demandent s'il n'existe pas chez l'embryon un noyau spécial présidant au développement du système radial. Ce système comprenant le radius, le trapèze, le scaphoïde, le squelette du pouce, les muscles qui s'insèrent sur ces os, les vaisseaux et les nerfs qui abordent ces muscles.

La théorie du retour à une disposition ancestrale a été reprise en 1910 par ANZILOTTI à propos de l'absence congénitale du péroné. Il la considère du reste comme un pis-aller n'abandonnant pas l'idée de la compression. « Lorsque dans un cas d'absence congénitale du péroné, on ne trouve aucune trace d'adhérences fœtales ou de brides amniotiques, qui permettent de conclure à une lésion extra-fœtale, il est logique de penser que cette malformation osseuse, qui intéresse à la fois le péroné, le tarse et l'orteil externe, c'est-à-dire tout un rayon squelettique, représente l'arrêt à un stade primitif ou bien le retour à une forme ancestrale, présente dans la série animale comme type normal et actuel ».

Le mot atavisme est bien vite prononcé, mais ici comme dans bien des cas, sa signification n'est pas nette. L'idée de l'arrêt à un stade primitif ne peut guère être retenue : les faits acquis sur l'ostéogenèse des os longs et l'étude des embryons normaux

prouvent que l'os long ne passe pas par le stade de tissu fibreux; le retour à une forme ancestrale n'est pas beaucoup plus admissible. A quelque variété d'ectromélie longitudinale que nous nous adressions, nous constatons que, s'il est possible de décrire un type tératologique, il est impossible de décrire un type anatomique. Faut-il considérer les cas s'accompagnant de polydactylie comme représentant la forme ancestrale ou bien au contraire cette forme est-elle représentée par les cas s'accompagnant d'ectrodactylie? La disposition musculaire, si spéciale, qu'un examen attentif ne peut faire considérer que comme corrélative à la disposition osseuse, ne peut se retrouver à l'état normal; il suffit d'examiner les muscles ischio-jambiers pour constater que des muscles antagonistes, comme le biceps rotateur de la jambe en dehors et le demi-membraneux rotateur de la jambe en dedans, se continuent l'un avec l'autre et de ce fait ont perdu toute action.

Nous n'en sommes plus à penser qu'au cours de son développement, l'individu repasse par tous les stades de la phylogenèse. La critique des faits avancés comme preuve de retour à un stade antérieur a été faite; nous ne citerons que les exemples pris et développés par RABAUD, qui a montré que parmi les phénomènes tératologiques, la polydactylie, la polymastie, la microcéphalie, considérés comme type de disposition atavique, peuvent aisément être expliquées par un excès ou un arrêt de croissance ou de développement.

Ajoutons que certains des faits anatomiques que nous avons relevés sont de nature à faire rejeter cette théorie de l'atavisme. La disposition si spéciale du membre en apparence normal, devrait être également considérée comme une forme antérieure, nous aurions dans la lignée deux formes essentiellement différentes sans aucun rapport l'une avec l'autre, et se trouvant réunies sur le même sujet.

La théorie de GEGENBAUR sur l'évolution de l'archiptérygium a été reprise par BRAUS (1906). Dans l'absence congénitale du tibia il y aurait développement exagéré de l'axe de l'archiptérygium et atrophie de l'axe secondaire. BERTHA DE VRIES (1907) revient à cette théorie à propos d'un cas bilatéral d'absence congénitale du tibia, s'appuyant pour la défendre sur la persistance de dispositions fœtales. La tête du péroné est articulée

avec le condyle fémoral externe comme cela existe au début du 2^e mois de la vie embryonnaire (BERNAYS) et comme cela se voit chez les urodèles et chez quelques reptiles ; le calibre des deux os de la jambe est assez semblable à ce qui se voit à la même période. Les artères ont la disposition fœtale.

Il est évident que la disposition embryonnaire est assez complètement représentée dans ce cas, mais c'est un cas isolé, et nous ne voyons pas que l'étude des observations publiées dans la littérature médicale pas plus que la disposition de nos sujets présentant une anomalie en apparence unilatérale, permette de généraliser le fait et de conclure au maintien d'une disposition fœtale. De plus l'étude de nos sujets personnels nous amène à rejeter formellement une telle hypothèse.

Plus récemment la question de l'action des glandes à sécrétion interne a été posée. FUMAROLA (1911) à propos de difformités congénitales associées des mains explique d'une façon un peu confuse le rôle possible de l'hypophyse. BERTOLOTI (1914) insiste sur la coexistence fréquente des lésions hypophysaires et des malformations des membres ; surtout de l'extrémité distale de ceux-ci. L'action des glandes à sécrétion interne a surtout été étudiée au point de vue de l'évolution de la croissance de l'os chez les jeunes animaux.

Parmi les théories pathologiques, il faut distinguer deux grands groupes. Les théories faisant intervenir les toxi-infections et celles faisant intervenir les maladies tropho-névrotiques, affections de nature encore indéterminées.

L'achondroplasie est le type de ces maladies tropho-névrotiques. C'est surtout VIRCHOW qui a mis en avant le rôle de cette affection ; les travaux de LESBRE et FORGEOT réduisent à néant cette hypothèse. Ce n'est qu'en se basant sur l'aspect extérieur qu'il serait possible de faire une comparaison. Dans l'achondroplasie rien ne peut être rapproché des processus ectroméliens, ce n'est pas une anomalie bien définie avec des variations en plus ou en moins ; c'est une maladie du cartilage primordial aboutissant au ramollissement et à l'incurvation des os qui procèdent d'un cartilage. Le cartilage de conjugaison ne fonctionnant pas ou fonctionnant très insuffisamment, l'os se développe très peu en longueur, alors que le périoste possédant toute sa valeur ostéogénique, l'os a une épaisseur normale.

La toxi-infection a été très souvent invoquée, les médecins ont tendance à attribuer à l'hérédo-syphilis toutes les dispositions tératologiques. L'augmentation de la précision des moyens de laboratoire ne permet pas d'être aussi affirmatif qu'il y a une vingtaine d'années et si la toxi-infection joue un rôle indiscutable dans l'apparition de certaines anomalies, on ne peut dans certains cas en affirmer le rôle. Le fait a été soutenu par RUDAUX et LE LORIER (1913) pour qui le rôle de la syphilis est indéniable dans l'hydrocéphalie, l'ascite, l'anencéphalie, le spina-bifida et d'autres malformations mais qui ne voient pas la possibilité d'affirmer le rôle de cette maladie pour les malformations constituées par une perversion du développement : bec de lièvre, polydactylie, etc.

Les auteurs qui incriminent la syphilis ou toute autre maladie de même nature, ne s'arrêtent en général pas à étudier son mode d'action. E. FOURNIER (1898) passant en revue les stigmates dystrophiques de l'hérédo-syphilis émet une hypothèse à ce sujet. « Est-ce que la syphilis qui dystrophie le fœtus de tant de façons n'aurait pas le droit de dystrophier l'amnios, d'y déterminer des processus pathologiques, d'y provoquer des néoformations, des adhérences, des brides ? » E. FOURNIER revient aux théories anciennes, au rôle de la bride amniotique, qui pour lui n'est pas la cause de la malformation mais seulement l'intermédiaire.

L'association relativement fréquente de l'absence des os en général avec la maladie de RECKLINGHAUSEN n'est pas faite pour éclaircir la question. La neurofibromatose généralisée est bien congénitale et héréditaire mais sa nature est inconnue. On a invoqué successivement la théorie infectieuse (tuberculose ou syphilis), la théorie de l'insuffisance des glandes à sécrétion interne ; aucun travail n'a pu démontrer la valeur de l'une ou l'autre de ces deux théories et l'on tend à admettre l'idée d'un néoplasme systématisé d'origine congénitale. La pathogénie de la maladie de RECKLINGHAUSEN n'étant pas élucidée ne peut donc servir à étudier la morphogénie des malformations congénitales.

Au cours d'expériences CHARRIN et GLEY (1895) ont obtenu des anomalies. Injectant des doses progressives de toxines pyocyaniques à des lapins mâles ils ont trouvé dans deux portées (femelles saines) des produits anormaux. CHARRIN et GLEY rap-

prochent le rôle de l'intoxication de celui de la syphilis chez l'homme. Aucune dissection ne semble avoir été faite et si les jeunes lapins présentaient tous les caractères extérieurs des hémimèles, il n'est pas prouvé qu'ils le fussent réellement. FERRÉ discute d'ailleurs la valeur de l'expérience pour lui, le phénomène tératologique ne relève pas forcément de l'intoxication, il tend à admettre une simple coïncidence.

Rémy SAINT-LOUP (1895) aurait obtenu des cobayes polydactyles par un simple régime alimentaire ; l'ingestion prolongée de phosphate de chaux amènerait « une modification de l'humeur spécifique de l'organisme ». Les conditions de l'expérimentation sont trop rapidement énoncées pour que l'on puisse lui attribuer une valeur importante.

Les conditions dans lesquelles l'élevage que nous avons pu étudier a été fait, permettent d'éliminer radicalement toute idée d'infection ou d'intoxication. L'élevage a duré plusieurs années, aucune épidémie de quelque nature que ce soit n'a jamais existé ; aucun animal (et plusieurs milliers ont été suivis) n'est mort de maladie. Les quelques rares cas de cancer qui se sont produits n'ont atteint que de vieilles femelles ayant porté 15 ou 16 fois, jamais un mâle ou un sujet jeune ne présentait de signes de cancer. Toute idée d'infection ou d'intoxication aiguë peut être exclue.

Une infection chronique et héréditaire est bien difficile à admettre. L'élevage durait depuis longtemps et était surveillé avec un soin extrême lorsque les premiers cas furent remarqués. « Les premiers ectromèles sont apparus dans la descendance de deux couples d'une même lignée à la troisième génération. Trois autres couples de la même génération n'en ont point fourni, et aucun n'est apparu dans la descendance d'un troisième couple de la même lignée » (RABAUD 1919).

Les antécédents connus ne portent du reste pas sur trois générations seulement ; voulant se placer dans des conditions expérimentales impeccables, M. RABAUD a étudié longuement ses premiers sujets et n'a pas recueilli immédiatement les résultats. Le couple pris comme point de départ n'a été retenu que lorsqu'un temps suffisamment long se fut écoulé pour que toute idée de mélange dans l'ascendance des premiers sujets put être éliminée.

CONCLUSIONS

La contribution que nous apportons à l'étude de l'ectromélie tire sa valeur en grande partie de la nature du matériel et des conditions de travail dans lesquelles nous nous sommes trouvé.

Alors qu'il n'existait que des cas isolés dont l'origine était souvent inconnue, alors que très exceptionnellement les pièces étaient en bon état de conservation, nous avons pu examiner en détail de très nombreux sujets venant d'une source unique et connue et se trouvant dans un parfait état de conservation.

Au point de vue anatomique nous avons pu disséquer des pièces suffisamment nombreuses pour montrer la constance de certaines dispositions, la plupart signalées déjà, mais difficiles ou impossibles à interpréter parce qu'isolées. Nous avons pu constater une série de types en apparence différents mais qui en réalité ne sont que des variations en plus ou en moins du même processus tératologique.

En disséquant systématiquement un grand nombre de sujets, nous avons pu voir des formes atténuées, qui étant donné qu'elles ne se traduisent pas à l'extérieur, auraient pu dans d'autres conditions passer inaperçues. Nous avons pu également mettre en évidence des malformations qui au premier abord semblent d'une nature toute différente, mais qui en réalité découlent du même processus tératologique. Nous voulons parler des souris en apparence normales d'un côté.

L'étude des conditions de l'élevage, jointe à l'étude anatomique, ne nous permet pas de conclure d'une façon ferme au sujet de l'origine de la malformation.

Notre matériel spécial, tant par sa source unique et connue que par son abondance, nous autorise à être très catégorique sur un point : *toutes les théories explicatives mécaniques et pathologiques doivent être absolument rejetées.*

Nous nous trouvons en présence d'un fait : l'ébauche mésenchymateuse primitive ne subit pas ses transformations normales. Une partie du mésenchyme évolue vers le tissu fibreux, comme il le fait normalement en certains points, la chondrification et l'ossification se font d'une façon irrégulière dans le blastème primitif.

S'il existe une cause à ces phénomènes ostéogénétiques anormaux, que SALMON considère comme le processus initial de l'ectromélie, elle ne peut être mise en évidence ni par l'étude des conditions générales de la lignée suivie, ni par l'étude anatomique ; l'embryologie ne pourrait que fixer le moment exact de l'apparition du processus tératologique.

Nous appuyant sur les idées défendues par M. RABAUD, nous pouvons conclure qu'il s'agit d'une modification constitutionnelle profonde, remontant sans doute assez loin dans l'ontogénèse, peut-être au moment même de la fécondation. Sur son origine nous n'avons aucune donnée.

BIBLIOGRAPHIE

- ADRIAN. — Ueber kongenitale Humerus und Femurdefekte. *Beiträge zur klinischen Chirurgie*, 1901. Bd XXX. S. 401-417 (Bibliographie).
- ADRIAN. — Ueber Neurofibromatose und ihre komplikationen. *Beiträge zur klinischen Chirurgie*, 1901. Bd. XXXI S. 1-98 (Bibliographie très étendue).
- ALAMARTINE. — Main bote bilatérale avec absence congénitale du radius. *Revue d'Orthopédie*, 1907, pp. 423-429.
- ALBERT. — Implantation der Fibula in die Fossa intercondyloidea femoris b. ang. Defect der gan. Tibia. *Wiener med. Presse*, 1877. Nr. 4. S. 111.
- ALBERT. — Zwei seltene Fälle von angeborenen Missbildungen an den gliedmassen. *Wiener med. Blätter*, 1880. N° 13 und 26. S. 679.
- ALEZAIS. — Contribution à la myologie des rongeurs. *Thèse de sciences*. Paris, 1900.
- ALEZAIS. — Étude anatomique du cobaye (*Cavia cobaya*). *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, 1900. N° 6, pp. 635-648 et 1901, n° 1, pp. 102-126.
- ANSCHÜTZ. — Ueber vermehrtes Wachstum der Fibula bei Tibiadeфекt. *Réunion des chirurgiens allemands du Nord-Ouest*, 8 juillet 1911. Voir *Zentralblatt für chirurgie*. T. XXXVIII, n° 36, 9 sept. 1911. S. 1220.
- ANTONELLI. — Ein Fall von kongenitalen bilateralen Radius defeckt. *Zeit. f. orthop. Chirurgie*, 1905. Bd XIV. S. 213.
- ANZILOTTI. — Assenza congenita del perone; considerazioni sulla anatomia patologica e sulla patogenesi di tale deformita. *Archivio di Ortopedia*, 1909. T. XXVI, f. 1.
- APERT et CAMBESSEDES. — Neurofibromatose fruste et ectrodactylie symétrique. *Société de pédiatrie*, 17 juin 1919.
- APERT et MORISETTI. — Absence congénitale bilatérale du radius et des doigts radieux (Ectromélie longitudinale radiale bilatérale). *Nouvelle iconographie de la Salpêtrière*, 1908, t. XXI, pp. 412-420.
- APPRAILLÉ. — Malformations congénitales de l'extrémité supérieure du radius. *Thèse de Paris*, 1900-1901.
- BABONNEIX. — Du rôle de la syphilis dans la production des malformations fœtales. *Gazette des hôpitaux*. T. LXXXVI, n° 141, déc. 1913.
- PETER BADE. — Zur Pathologie und Therapie des Tibia defektes. *Zeitschrift für Orthop. Chirur.*, 1906. Bd 16. S. 150.
- BAR et MICHEL DE KERVILLY. — Lésions médullaires rappelant celles de la syringomyélie chez un nouveau-né ectromèle. *Revue de neurologie*, 1907, pp. 514-515.
- BARADOULINE. — Un cas d'absence congénitale du tibia. *Roussky Chirurgitchevsky Archiv*. T. XXV, 1909, n° 6.

- BARBARIN. — Maladie de Schlatter. — *Société des chirurgiens de Paris*.
1^{er} mai 1914. Voir *Paris chirurgical*. T. VI, n^o 5, mai 1914, p. 538.
- BARDEEN. — Studies of the development of the human skeleton. *The American Journal of Anatomy*. Vol. IV, 1904-1905.
- BAUCHET. — L'hyperphalangie des doigts et principalement du pouce. *Thèse de Bordeaux*, 1909.
- BAUER. — Handbuch der Orthopädischen Chirurgie. Berlin, 1870.
- PAUL BERGER. — Considérations sur l'origine, le mode de développement et le traitement de certains encéphalocèles. *Revue de Chirurgie*, 1890, pp. 269-321.
- BERNAYS. — Die Entwicklungsgechichte des Kniegelenkes des Menschen mit Bemerkungen über die Gelenke im allgemeinen. *Morph. Jahrbuch*. Bd. 4. H. 3-1878. S. 403-446.
- BERTOLOTI. — Polydactylie et tératome hypophysaire. Contribution à l'étude des influences morphogénétiques des glandes à sécrétion interne sur l'organogénèse. *Nouvelle iconographie de la Salpêtrière*. T. XXVII, 1914-1915, pp. 10-31.
- BESSEL-HAGEN. — Die Pathologie und Therapie des Klumpfusses. Heidelberg, 1889.
- BIBERGEIL. — Zur Kasuistik seltener angeborener Deförmitäten. *Zeitschrift f. orthopäd. Chirurg.* Bd. XXIII. H. 3/4.
- BIDDER. — Ueber eine typische angeborene Wachsthumshemmung der unter schenkelknochen, welcher hochgradige Schief-Stellung der Sprunggelenke und Füße bewirkt. *Langenbecks Archiv.*, 1888. Bd XXXVII. S. 582-593.
- BILLROTH. — Ueber einige durch Knochendefekte bedingte Verkrümmungen des Füsses. *Archiv f. Klin. Chirurgie*, 1861. Bd 1. S. 252.
- BLANCARD. — Sur le rôle de l'amnios dans les malformations congénitales. *Thèse de Paris*, 1901-1902.
- BLASIUS. — 6 Fälle angeborener winkliger Biegung des Unterschenkels. *Monatschrift f. Geburtsheilkunde*. Bd XII. 1858. S. 281.
- BLENKE. — Ueber congenitalen Femur Defekt. *Zeitschrift fur Orthopaedie*, 1901. Bd IX. S. 584.
- JULES BÖCKEL. — Anomalie congénitale du membre inférieur. *Revue d'Orthopédie*, 1906, n^o 1, pp. 1-4.
- BOINET. — Polydactylie et atavisme. *Revue de médecine*, 1898, t. XVIII, pp. 316-328.
- BOINET. — Ectromélie longitudinale externe de l'avant-bras et de la main. *C. R. Soc. de biologie*. T. 66, pp. 883-885.
- BOUVIER. — Article main bote. *Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales*.
- BRANDENBERG. — Drei seltene Missbildungen (Main, humérus, radius). *Zeitschrift fur orthopädische Chirurgie*. Bd XXXIII, 1913. S. 365.
- BRAUS. — Ist die Bildung des Skeletes von den Muskelanlagen abhängig? Eine experimentelle Untersuchung an der Brustflosse von Harembryonen. *Morpholog. Jahrbuch*. Bd XXXV, 1906.
- BROCA. — Traité de chirurgie infantile. Paris, Steinheil, 1914.
- BURCKHARDT. — Beiträge zur diagnostik und thérapie der congenitalen Knochendefekt an Vorderarm und Unterschenkel. *Inaug. Dissert.* Zurich, 1890.
- BURCKHARDT. — Beitrage zur diagnostik und thérapie der congenitalen Kno-

- chendefekt an Vorderarm und Unterschenkel. *Jahrbuch für Kinderheilkunden*. Bd XXXII, 1890. H. 4. S. 375.
- BUSACHI. — Un caso di mancanza congenita delle tibia. Con speciale riguardo alla sua cura. *Giornale d. R. Acad. di med. di Torino*, 1886, n° 9, 12. Voir aussi, *Archivio di ortop.* Anno V, 1886, p. 103.
- BUSACHI et ORTALDA. — Intorno alla mancanza congenita del perone. *Archivio di ortoped.* 1892.
- BUTEANU. — Contribution à l'étude de l'absence congénitale du tibia. *Bull. Soc. méd. et natur. de Jassy*, 22^e année, pp. 199-213.
- CASSEL. — Die kongenitale Femur missbildung im Roentgenbilde. Berlin, 1912. H. Blanke. 44. S.
- CHARRIN et GLEY. — Difformités congénitales expérimentales. *C. R. de la Société de Biologie*, 1893, pp. 703-707.
- CHARRIN et GLEY. — A propos de l'influence de l'infection sur la descendance. *C. R. de la Société de Biologie*, 1893, pp. 727-729.
- CHAUVEAU et ARLOING. — Traité d'anatomie comparée des animaux domestiques. Paris, 1877.
- CHRYSTIE. — Congenital clubfoot with absence of the great toe and contiguous bones of the right instep. *Med. News*, oct. 1891, pp. 510-511.
- CHURCH. — The neurologie of cervical Ribs. *Journal of the American medical association*. T. LXXIII, n° 1, 5 juillet 1919, pp. 1-4.
- CODET-BOISSE. — Circulaires du cordon, main bote, absence congénitale du radius. *Journal de Médecine de Bordeaux*. T. XLII, n° 38, 22 sept. 1912, pp. 601-603.
- CODET-BOISSE. — Absence congénitale du fémur. *Journal de médecine de Bordeaux*, 1914, p. 252.
- CORNER. — Clinical picture of congenital absence of the Fibula. *The British Journal of Surgery*. T. I, n° 2, oct. 1913.
- COURTILLIER. — Contribution à l'étiologie et à la pathogénie du pied bot congénital. *Thèse de Paris*, 1897-98.
- COYNE et TROISIER. — Pied bot varus congénital double. *Archives de physiologie*, 1871, pp. 653-658.
- CRAIG. — Notes on a rare congenital malformation of the leg, with an anatomical description by Johnson Semington. *Journal of Anat. and Physiology*. Vol. XII, 1878, p. 419.
- CREITE. — Ueber angeborenen Femur defekt. *Deutsche Zeitschrift für Chirurgie*, t. CXIV, 1912. S. 510-522 (Bibliographie).
- CURCIO. — Piede valgo per assenza del perone. *Il policlinico*, 1910, p. 878.
- CURCIO. — Ricerche su centri trofici delle ossa. *Gazzetta degli Osp.*, déc. 1898.
- DARESTE. — Mémoire sur les anomalies des membres et sur le rôle de l'amnios dans leur production. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, 1882, p. 510.
- DARIER. — Précis de dermatologie. Paris, Masson, 1909.
- DEBIERRE et LAMBRET. — Du rôle des arrêts de développement de l'amnios et des brides amniotiques dans la production des monstruosité. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, 1894.
- DÉJERINE et THOMAS. — Maladies de la moelle épinière. Physiologie générale. In *Traité de Médecine et de Thérapeutique de Gilbert et Thoinot*, fasc. XXXIV, 1909, p. 153.
- DELANGLADE. — L'ectromélie longitudinale externe du membre inférieur. *Revue mensuelle des maladies de l'enfance*. Paris, 1898, t. XVI, p. 193.

- DEL GRECO. — Sopra un caso di assenza congenita del perone. *La clinica moderna*, t. XII, 1906 (Bibliographie).
- DELPLANQUE. — Des difformités produites sur le fœtus par la contraction musculaire. *Thèse de Lille*, 1885-1886.
- DENUCÉ. — Absence congénitale des deux radius : mains-botes. *Soc. de médecine et de chirurgie de Bordeaux*, 13 juin 1913. Voir *Gazette hebdomadaire des sciences médicales de Bordeaux*, t. XXXIV, n° 35, 31 août 1913, p. 441.
- DIEULAFÉ. — Absence congénitale du péroné. *L'Obstétrique*, 1911, t. IV, pp. 71-77.
- DIMITRIEFF. — Absence congénitale du péroné. *Thèse de Nancy*, 1899-1900.
- DOBSON. — Long flexors of Rodents. *Journal of Anatomy*, t. XVII, 1883, p. 159.
- DORNSEIFF. — Zur Ätiologie der congenitalen Luxationen des Hand und Fussgelenks. *Inaug. Dissertation*. Giessen, 1866.
- DREIBHOLZ. — Beschreibung einer sogenannter Phocomele. *Inaug. Dissertation*. Berlin, 1873.
- DREYFOUS. — Ectrodactylie et lésion méningo-encéphalique. *Soc. anat.*, 1878, pp. 197-199.
- DUBRAC. — De l'absence congénitale du péroné. *Thèse de Paris*, 1903-1904.
- DUBREUIL-CHAMBARDEL. — Du développement du premier rayon digital. De l'hyperphalangie du pouce et de la signification morphologique du premier métacarpien. *Gazette médicale du centre*, 18^e année, n° 12, pp. 288-296.
- DUBREUIL-CHAMBARDEL. — Malformations multiples des extrémités. Etude anatomique et orthopédique. *Gazette médicale du centre*, 25^e année, n° 1, 15 janvier 1920, pp. 1-7.
- ECKSTEIN. — Malformations congénitales des membres. *Société des médecins allemands de Prague*, 12 janvier 1911. Voir *Prager medizinische Wochenschrift*, t. XXXVI, n° 23, 8 juin 1911, S. 297.
- EDINGER. — Rückenmark und gehirn in einem Falle von angeborenem Mangel eines Vorderarms. *Archiv für Path. Anat. und Physiologie*, t. LXXXIX, 1882, S. 46-64.
- ELMSLIE. — Congenital absence of the Tibiæ. *Royal society of Medicine*, 2 mars 1920. Voir *The Lancet*, vol. CXCVIII, p. 659.
- ERLICH. — Untersuchungen über der congenitalen Defekte und Hemmungsbildungen der Exträmitäten. *Virchow Archiv*. Bd. C. 1885. Fall I. S. 113. Fall II. S. 126.
- FAIX. — Musculature du membre malformé chez un hémimèle. *Bulletin de la Soc. d'obstetrique*, 1906, pp. 88-93.
- FERRÉ. — Remarques sur les difformités observées dans la descendance d'animaux infectés. *C. R. de la Société de biologie*, 1895, pp. 713-715.
- FERRÉ. — Note sur l'arrêt de développement des membres dans l'hémiplégie cérébrale infantile et sur ses analogies avec les malformations réputées congénitales. *Revue de médecine*, février 1896, pp. 115-132.
- FISCHEL. — Über Anomalien der Knochensystems, insbesondere des extremitätenskeletes. *Anat. Hefte*, 1910. Abt. I. H. 120. S. 3-46.
- FOERSTER. — Die Missbildungen des Menschen. Iéna, 1861 (mit Atlas).
- J. A. FORT. — Des difformités congénitales et acquises des doigts. *Thèse d'agrégation*, 1869.
- E. FOURNIER. — Stigmates dystrophiques de l'hérédo-syphilis. Paris, Rueff, 1898.

- FRANÇAIS et MAX EGGER. — Agenésie totale du système radial. *Iconographie de la Salpêtrière*, 1906, pp. 463-465.
- FRASER et ROBERTS. — Congenital Deficiency of the radius and a Homologous condition in the Leg. *The Lancet*, t. LXXXVI, n° 4735, 30 mai 1914, p. 1606.
- FRATTIN. — Curvature e pseudoarthrose della tibia di origine congenita. *Archivio di Ortopedia*, t. XXVI, f. 6, décembre 1909.
- FRICKE. — Ueber congenitalen Defekt der Fibula. *Inaug. Dissertation*, Bonn, 1887.
- FUMAROLA. — Contribution à l'étude des difformités congénitales associées des mains (ectro, poly-macro, syndactylie). *Nouvelle iconographie de la Salpêtrière*, 1911, pp. 328-334.
- GAGE. — Congenital absence of five Ribs. *New-York Medical Journal*, 1889.
- GASNE. — Coudures et pseudarthroses congénitales de la jambe. *Revue d'Orthopédie*, 1907, vol. VIII, pp. 267-286 et 319-332.
- GASNE. — Malformation des pouces par arrêt du développement du 1^{er} métacarpien; ses rapports avec la main bote par absence du radius. *Revue d'Orthopédie*, t. I, n° 1, 1^{er} janvier 1910, pp. 66-74.
- GAYET. — La main bote héréditaire. *Gazette des Hôpitaux*, 1901, n° 36, 26 mars, pp. 345-347.
- ETIENNE GEOFFROY-SAINT-HILAIRE. — Philosophie anatomique. Paris, 1822.
- ISIDORE GEOFFROY-SAINT-HILAIRE. — Histoire générale et particulière des anomalies de l'organisation ou traité de tératologie. Paris, 1836.
- GERHARDT. — Das Kaninchen. Leipzig, 1909.
- GOERLICH. — Ueber einige Radiusmisbildungen. *Beiträge zur Klinischen chirurgie*, août 1908, t. LIX, fas. 2. S. 421-440.
- GOURDON. — Absence congénitale des fémurs. *Soc. de gynécologie, obst. et pédiatrie de Bordeaux*, 1906.
- GRÉGOIRE. — L'appareil hyoïdien de l'homme. Phylogénie et ontologie. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, 1909, pp. 565-597.
- GROSSE. — Zur Casuistik angeborener Knochendefekte. *Archiv für Klin. Chirurgie*, 1900. Bd. LXII, S. 795.
- W. GRUBER. — Ueber die Halsrippen der Menschen. *Mémoires de l'Académie des Sciences de Saint-Pétersbourg*, 1869.
- GRYNFELLT. — Note sur le développement de l'articulation du genou chez l'homme. *Montpellier médical*, 1904, n° 25, pp. 613-624; n° 26, pp. 641-655; n° 27, pp. 13-21.
- JULES GUÉRIN. — Recherches sur les difformités congénitales chez les monstres, le fœtus et l'enfant. Paris, 1880 (avec atlas).
- GUÉRIN-VALÉNALE et VAYSSIÈRE. — Hémimélie à type cubital. *Marseille médical*, t. L, n° 24, 15 déc. 1913.
- GURLT. — Lehrbuch der Pathologische anatomie der Haus-Säugethiere, 1832.
- GUYOT-PRINCETEAU-DENUCÉ. — Absence congénitale du péroné avec malformation du pied. *Soc. d'obstétrique, de gynécologie et de pédiatrie de Bordeaux*, 23 avril 1909. Voir *Journal de médecine de Bordeaux*, t. XXXIX, n° 23, 6 juin 1909, p. 361.
- HAGEN. — Die Belastungsverhältnisse am normalen und am pathologisch deformierten Skelet der unteren Extremität. Eine statische Studie nebst Bemerkungen zur der Wolff'schen Lehre von der Knochenarchitektonik. *Beiträge f. Klin. chirurgie*. Bd. LXIII, 1909. S. 761-787.

- HAGMEISTER. — Ueber angeborenen Mangel der Fibula. *Inaug. Dissertation*, Kiel, 1902.
- HAIM. — Ueber angeborenen Mangel der Fibula. *Archiv f. Orthopädie*, 1904. Bd. I. Heft. I. S. 375-380.
- HASSELWANDER. — Ueber die Ossifikation des Fuss skelets. *Anatomischer Anzeiger*. Bd. XXXII, 1908, nos 23-24. S. 608-612.
- HASSELWANDER. — Untersuchungen über die Ossifikation des menschlichen Fuss skelets. — Der Abschluss der Verknöcherungsvorgänge. *Zeitschrift für Morph. und Anthropol.* Bd. XII, 1909. H. 1. S. 1-140.
- HAUDECK. — Ueber congenitalen Defecte der Fibula. *Zeitschrift für Orthop. Chirurgie*. Bd. IV, 1896. Heft 2 und 3. S. 326-401.
- HÉBERT. — Absence congénitale des voies biliaires extra-hépatiques chez un enfant de un mois présentant en outre une persistance du trou de Botal et une malformation congénitale du membre supérieur gauche avec luxation de l'épaule, absence du radius et main bote cubitale. *Revue d'Orthopédie*, 1904, p. 57.
- HELBING. — Ein Fall von totalem Defekt der Tibia. *Berliner med. Gesellsch.* 12 mars 1902.
- HENKE und REYHER. — Studien über die Entwicklung der Extremitäten des Menschen, insbesondere der Gelenkflächen. *Sitzungsbericht d. Wiener Akad.*, 1874. Bd. 70, S. 217-273, 4 Taf.
- HESSE. — Zur Therapie des Kongenitalen Fibuladefektes, zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der epiphysen operationen. *Deutsche Zeitschrift für Chirurgie*, t. CXXII, nos 5 et 6, juin 1913.
- HILBERT. — Vererbung einer sechsfachen Missbildung an vier Extremitäten in drei generation. *Munchener medizinische Wochenschrift*, 1904, S. 174 4
- HILDEMAN. — Beitrag zur Casuistik der angeborenen Hemmungsbildungen der Extremitäten. *Inaug. Dissert.* Kiel, 1882.
- HILGENREINER. — Ueber Hyperphalangie des Daumens. *Beiträge zur Klinis. Chirurgie*, 1907. S. 367-375.
- HILGENREINER. — Neues zur Hyperphalangie des Daumens. *Beiträge zur Klinis. Chirurgie*, 1910. S. 196-221.
- HOFFA. — Ueber Defektbildung an den unteren Extremitäten. *Sitzungsbericht die med. phys. Gesellschaft zur Würtzsbürg*, 1894.
- HOFFMANN. — Angeborener partieller Defekt der Ulna als Unfallfolge behauptet. *Medizinische Klinik*, t. VI, no 26, juin 1910. S. 1033.
- HOISNARD. — Contribution à l'étude de la neuro-fibromatose généralisée. *Thèse de Paris*, 1897-1898.
- HORROCKS. — Malformed foetus. *Transactions of the obstetrical Society of London*. t. XXVII, 1885, p. 131.
- HOVELACQUE et VIRENQUE. — Les formations aponévrotiques de la région ptérygo-maxillaire chez l'homme et chez quelques mammifères. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, nos 5 et 6, 1913.
- ITHEN. — Die intra-uterinen Unterschenkel Brüche. *Inaug. Dissert.* Zurich, 1885.
- JACOBI. — Congenital malformation. *Philadelphie medic. Times*, 1885.
- JEANSELME. — Arrêt de développement des os et désordres psychiques en connexion avec la maladie de Recklinghausen. *Bulletins et mémoires de la Soc. médicale des Hôpitaux de Paris*, 20 oct. 1904, no 29, pp. 930-932.

- JOACHIMSTHAL. — Ueber den angeborenen totalen Defekten des Schienbeins. *Zeitschrift für orthopädische Chirurgie*, 1894. S. 140, und 144.
- JOACHIMSTHAL. — Die angeborenen Verbildungen der unteren Extremitäten. 62 Roentgenbildern. Hamburg, 1902, Gräfe und Sillem.
- JOÜON. — Déformation de l'avant-bras par arrêt de développement de l'extrémité inférieure du cubitus de cause inconnue. *Revue d'orthopédie*, 1905, pp. 81-84.
- JULLIEN. — Contribution à l'étude de la neuro-fibromatose généralisée. *Thèse de Paris*, 1909-1910.
- KAehler. — Totaler und partieller Tibiadefekt. *Fortschrit. geb. Röntgenstr.* Bd. 12, 1908. S. 179-181.
- KEEN. — *American Journal med. Sc.*, février 1907, p. 173.
- Mc. KENZIE. Congenital Defects of the long bones. *The New-York medical journal*, 1897, V. LXV, pp. 241-248.
- KINDL. — Fünf Fälle von angeborenen Defeckbildungen an den Extremitäten. *Zeitschrift für Heilkunde*. Bd. 28, 1907. S. 110-138. Abt. für Chirurgie.
- KIRMISSON. — Malformation congénitale du membre inférieur droit. Incurvation du tibia avec absence du péroné et du dernier orteil. *Revue d'Orthopédie*, 1891, p. 265.
- KIRMISSON. — Hallux varus congénital du côté gauche. *Revue d'Orthopédie*, 1908, pp. 249-254.
- KIRMISSON et BAILLEUL. — Les difformités des orteils envisagées au point de vue de leur pathogénie. *Revue d'Orthopédie*, 1913, pp. 97-149.
- KIRMISSON et LONGUET. — Nouveau cas de main bote congénitale. *Revue d'Orthopédie*, 1893, pp. 59-64.
- KIRMISSON et SAINTON. — Note sur deux cas de mains botes d'origine congénitale. *Revue d'Orthopédie*, 1892, pp. 108-124.
- KLAR. — Angeborener partieller Defect der Fibula. *Fortschritte auf dem Gebiete der Röntgenstrahlen*, t. XIX, f. 2, 21 sept. 1912.
- KLAUSSNER. — Ueber Missbildungen der menschlichen Gliedmassen und ihre Entstehungsweise. Wiesbaden, 1900.
- KLAUSSNER. — Ueber Missbildungen der menschlichen Gliedmassen. Wiesbaden, 1905. Analysé dans *Centralblatt für Chirurgie*, 1906. S. 47, 1^{er} semestre.
- KLIPPEL et RABAUD. — Sur une forme rare d'hémimélie radiale intercalaire. *Nouvelle iconographie de la Salpêtrière*, 1903, pp. 238-251.
- KLIPPEL et RABAUD. — Etude d'un cas de poly-syndactylie. *Nouvelle iconographie de la Salpêtrière*, nos 3 et 4, mai-juin-juillet-août 1914-1915.
- KLIPPEL et RABAUD. — Etude sur les malformations congénitales des membres : 1^o quatre cas d'ectrodactylie totale ; 2^o un cas de syndactylie ; 3^o un nouveau cas d'hémimélie thoracique ; 4^o un cas d'absence bilatérale du péroné. *Nouvelle iconographie de la Salpêtrière*, nos 5 et 6, sept.-oct.-nov.-déc. 1914-1915.
- KOFMAN. — Ein Fall von kongenitalem Fibuladefekt, kombiniert mit Vollständiger Aplasie der anderen Seite. *Zeitschrift für Orthopädische Chirurgie*, t. XXIV, f. 3 und 4, 1909. S. 541-547.
- KRAUSE. — Die Anatomie des Kaninchens in topographischer und operativer Hinsicht. Leipzig, 1884.
- KREBSER. — Kasuistische Beiträge zur Kenntniss der Kongenitalen Fibuladefekte. *Zeitschrift für Orthopädische Chirurgie*, t. XXIII, fas. 1 und 2, 1909.

- KRUEGER. — Die Phocomélie und ihre ubergange. Berlin, 1906.
- KÜMMEL. — Die Missbildungen der Extremitäten durch Defekt verwachsung und uberzahl. *Bibliotheca medica abtheilung f. Chirurgie*. Cassel, 1895, S. 13.
- KURT VON SURY. — Zur Kenntniss der kongenitalen Radiusmissbildungen. *Correspondenz-Blatt für Schweizer Aertzte*, 1909, t. XXXIX, n° 3, 1^{er} février. S. 79-83.
- KÜTTNER. — Einen Fall von kongenitalen Defekt des Fibula, des Radius und 1^{er} Metacarpus. *Société silésienne pour l'avancement des sciences en Allemagne*. Voir *Berliner klinische Wochenschrift*, t. XLVIII, n° 51, déc. 1911. S. 23-28.
- LANCE. — Sur la maladie de Schlatter. *Paris Chirurgical*, t. VI, 1914, pp. 398-422 (Bibliographie).
- LAUNOIS et KUSS. — Etude sur l'absence congénitale du tibia. *Revue d'Orthopédie*, t. II, 1901, pp. 328-348 et 411-439.
- LA VAN DE PAS. — *Annales de Mus. Nacional de Buenos-Aires*. Sér. III, vol. X.
- LAYRAL et PÉJU. — Absence congénitale totale du radius et malformations carpiennes multiples. *Province médicale*, 1907, pp. 628-629.
- LEBOUCQ. — De quelques anomalies des côtes chez l'homme. *Annales de la Société de médecine de Gand*, 1885.
- LEBOUCQ. — De la soudure congénitale de certains os du tarse. *Bulletin de l'Académie royale de Médecine de Belgique*, 1890, pp. 103-113.
- LEBOUCQ. — Recherches sur les variations anatomiques de la première côte chez l'homme. Gand, 1895.
- LE DAMANY. — Les torsions osseuses. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, 1903, pp. 426-313-426-534.
- LE DOUBLE. — Traité des variations des os de la face de l'homme. Paris, Vigot, 1906.
- LE DOUBLE. — Traité des variations du système musculaire de l'homme. Paris, Reinwald, 1897.
- LEFEBVRE. — Contribution à l'étude de l'absence congénitale du péroné. *Thèse de Lille*, 1895-1896.
- LE FORT. — Absence congénitale du tibia. *Echo médical du Nord*, 1907, p. 55.
- LEGENDRE. — Malformations costales par défaut. *Thèse de Lyon*, 1906-1907.
- LEHLE. — Zur Kasuistik der congenitalen Radius defektes. *Deutsche militärärztliche Zeitschrift*, t. XLI, n° 22, 20 nov. 1912.
- LE LORIER et DUPONT. — Méningocèle et malformations multiples. *Soc. anat.*, janvier 1911, p. 68.
- LEPRINCE. — Contribution à l'étude de la main bote congénitale. *Thèse de Paris*, 1900-1901.
- LESBRE. — Contribution à l'étude de l'ossification du squelette des mammifères domestiques. *Bulletins de la Société d'Anthropologie de Lyon*. 1897.
- LESBRE et FORGEOT. — Etude anatomique de deux veaux achondroplases et considérations générales sur l'achondroplasie. *Journal de médecine vétérinaire et Zootechnique*. Lyon, 1904.
- LESBRE et FORGEOT. — Etude anatomique de cinq ectromèles et considérations générales sur l'ectromélie. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*. Vol. 38, 1902, pp. 178-192.

- LÉVY et OVIZE. — Neuro-fibromatome généralisée. *Gazette des Hôpitaux*, 11 nov. 1899, p. 1201.
- LISI. — Monstruosité (ectromélie) observée héréditairement chez quelques petits chiens. *Bull. Soc. centrale de médecine vétérinaire*, 1909, pp. 196-198.
- LORENZ. — Ein Fall von doppelseitigen angeborenen Defekt des Radius. *Wiener Medizinische Wochenschrift*, t. LXIII, n° 17, 19 avril 1913, S. 1054.
- LOTHEISEN. — Ueber Femurdefekt. *Beitrage zur klinisch. Chirurgie*, 1899, Bd. XXIII, S. 139-148.
- LYDEKKER. — The Horse and its Relatives. — London, G. Allen and Co, 1912, p. 15.
- MARTIN. — Contribution à l'étude des anomalies congénitales du tibia. *Thèse de Genève*, 1907.
- MARTINS. — Nouvelle comparaison des membres pelviens et thoraciques chez l'homme. *Mémoires de l'Académie des sciences de Montpellier*, 1857 et *Dict. encyclopédique des sciences médicales*, article membres.
- MAUCLAIRE. — Absence d'ossification du cartilage de conjugaison des deux tubérosités tibiales antérieures chez un adulte. *Soc. de chirurgie*, 22 déc. 1915, p. 2457.
- MAUNOURY. — Malformations congénitales des membres. Anomalies considérables des circonvolutions cérébrales. *Bulletin de la Soc. anatomique*. Paris, 1880, pp. 28-32.
- MAZZITELLI. — Sopra un raro caso di assenza bilaterale del perone. *Archivio di Ortopedia*, n° 5, 1898.
- LUIGI MEDINI. — Un caso di Mancanza congenita della tibia. *Bullet. delle Scienze med. di Bologna*, 1888.
- MELDÉ. — Anatomische Untersuchung eines Kindes mit beider Defekt der Tibia. *Inaug. Dissert.* Marburg, 1892.
- MENSEL. — Die Krankheiten des Fusses. *Gerhardt-Chirurgie Erkrankungen des Kindes Alters*. Tübingen, 1880. T. II, S. 600.
- MEUNIER. — Sur un cas d'Amélie. *Soc. anat.* 19 février 1897, p. 201.
- MEYER (de Zurich). — Einfluss des Klumpfusses auf das Rumpfskelett. *Centralblatt für Chirurgie*, 1887, n° 49, S. 928.
- MEYERSOHN. — Ueber congenitale Defekte an den unterextremitäten. *Virchows Archiv*. Bd. 76, 1879, S. 330-352.
- MEZGER. — De l'oligo-amnios. *Thèse de Paris*, 1900-1901.
- MICHELSON. — Ein Fall von totalem Defekt des Radius. *Zeitschrift für Orthopädische Chirurgie*, t. XII, 1903, S. 445.
- MICHELSON. — Totalem Defekt des Radius. *Deutsche medizinische Wochenschrift*, 1907, n° 33, S. 1357.
- MIKULICZ. — Ein Fall von partiellen tibia Defekt. Cité par Kummel.
- MOTTA. — Un caso di mancanza congenita della tibia. *Archivio di Ortopedia*, 1890, V. VII, p. 304.
- MOUCHET. — Absence congénitale du péroné. *Revue mensuelle des maladies de l'enfance*, 1906. T. XXIV, pp. 1-11.
- MOUCHET et VAILLANT. — Un cas d'hémimélie avec radiographie. *Soc. anat.*, 1899, pp. 937-942.
- MOUCHOTTE. — Hémimélie et amputation congénitale. *Soc. anat.*, 1902.
- MUIRHEAD LITTLE. — Absence congénitale du tibia. *Soc. royale de médecine de Londres*. Section de chirurgie. Sous-section d'orthopédie, 3 février 1914.

- MURALT. — Totaler angeborener Mangel der Tibia. *Correspondenzblatt f. Schweizer Aerzte*, 1880. Jh. X. S. 724.
- MURALT. — Ueber congenitalen Defekt der Tibia. *Bibliotheca medica. Abtheilung für Chirurgie*. Cassel. 1896.
- MUTEL. — Un cas de main bote radiale congénitale. *Revue d'Orthopédie*. T. V, n° 2, 1er mars 1914, pp. 119-128.
- MYERS. — Congenital absence of tibia, transplantation of head of fibula. Arthrodesis of the ankle. *American journal of Orthopedic Surgery*. Vol. III, 1905, p. 72.
- MYERS. — Further Report on a case of congenital absence of the Tibia. *The American journal of Orthopedic Surgery*. T. VIII, n° 2, nov. 1910.
- NICOLADONI. — Ueber dem Zusammenhang von Wachstumstörung und deformitäten. *Medizinische Jahrbücher*, 1886, S. 263-284.
- NOEL (Henry). — Contribution à l'étude des doubles pouces. *Thèse de Paris*, 1912-1913.
- NOLTE. — Ein Fall von kongenitalem totalen Tibiadeфекt. *Inaug. Diss.* Leipzig, 1903.
- NOVÉ-JOSSERAND. — Malformation congénitale du membre inférieur droit. — Intervention. — Résultats. *Société de chirurgie de Lyon*, mai-juin-juillet 1899, p. 259.
- NOVÉ-JOSSERAND. — Sur un cas d'Hallux varus congénital. *Revue d'Orthopédie*, 1918, pp. 367-369.
- OMBRÉDANNE. — Malformations congénitales par brides amniotiques. *Revue d'Orthopédie*, t. IV, n° 3, 1er mai 1913, p. 277.
- OPPEL. — Fillette de 3 ans avec absence congénitale du tibia. *Société de chirurgie russe de Pirogoff*. Saint-Petersbourg, 24 mars 1910. Voir *Roussky Vrach*, t. X. nos 17 et 18, pp. 778-780 et 814-816.
- OSTRANSKY. — De l'absence congénitale du tibia et de son traitement. *Chirourguitchevsky, Archiv Velia minova* (en russe), t. XXVI, n° 4, 1910.
- PAGENSTECHER. — Beiträge zu den Extremitätenmissbildungen. *Deutsche Zeitschrift für Chirurgie*. Bd. LX, 1901. S. 239-249.
- PALMIERI. — Contribution à l'étude de l'ectromélie. *Thèse de Paris*, 1901-1902.
- PARKER. — Congenital absence of radius from each arm with defective carpus and hand, congenital absence of tibia from each leg, supernumerary and singular toes. *Transactions of the pathological Soc. of London*, t. XXXIII, 1882, p. 236.
- PARONA FRANCESCO. — Deformita congenita agli orti inferiori corretta mediante la resezione delle articolazioni der ginocchi. *Giornale della R. Accademia di medicina di Torino*, 1880.
- PARSONS. — On the Myology of the Sciuromorphic and Hystricomorphic Rodents. *Proceedings of the Zoological Society*. London, 1894, pp. 251-296.
- PARSONS. — On the myology of the Myomorphic Rodents. *Id.*, 1896, p. 190.
- PATTERSON. — Congenital defekt in the Ulna. *Annals of Surgery*, 1908, t. XLVIII, n° 188.
- PAULY. — Ein Fall von Klumpfuß durch Mangel der Diaphyse und unteren Epiphyse der Tibia. *Archiv für klinische Chirurgie*, 1879. Bd XXIV, S. 529.
- PÉLOQUIN. — L'achondroplasie chez l'homme et les animaux. *Thèse de Lyon*, 1902-1903.

- PELTESOHN. — Transplantation bei Ulna defekt. *Zeitschrift für Orthopädische Chirurgie*, t. XXXIII, nos 3-4, 23 déc. 1913, S. 379-385.
- PERRIN. — Un cas d'arrêt de développement du fémur. *Revue d'Orthopédie*, 1913, pp. 285-288.
- PERRIOL. — Absence unilatérale complète du péroné. *Le Dauphiné médical*, t. XXXVI, n° 2, février 1912, pp. 43-45.
- PIQUAND. — Sur l'absence congénitale partielle du péroné. *Revue d'Orthopédie*, 1903, p. 403.
- POLAND. — Variations of the external ptérygoïd muscle. *Journal of Anat. and Phys.* 1890.
- POTEL. — Essai sur les malformations congénitales des membres ; leur classification pathogénique. *Revue de chirurgie*, 1914, pp. 293-623-822 et 1914-1915, p. 114.
- PRENANT. — Problèmes cytologiques généraux soulevés par l'étude des cellules musculaires. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, 1911, pp. 449-524 601-680 ; 1912, pp. 109-181-259-335.
- PRESCOTT-LE BRETON. — Congenital absence of the Fibula. *The American Journal of Orthopedic Surgery*. Philadelphie, t. X, n° 3, février 1913.
- PRUDHOMME. — L'absence congénitale du fémur. *Thèse de Paris*, 1911-1912.
- PUYHAUBERT. — Remarques sur l'ossification des segments du pouce humain et sur sa triphalangie. *Bul. et Mém. de la Société d'Anthropologie de Paris*, déc. 1912.
- QUESADA. — A case of congenital absence of the Femur and Fibula. *West London Med. J.* 1918, t. XXIII, p. 29.
- RABAUD. — Embryologie des poulets omphalocéphales. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, 1898.
- RABAUD. — Recherches embryologiques sur les cyclocéphaliens. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, 1901 et 1902, pp. 35-282-510.
- RABAUD. — L'atavisme et les phénomènes tératologiques. *Bul. et Mém. de la Société d'anthropologie*, 1903, pp. 441-457.
- RABAUD. — L'amnios et les productions congénitales. *Archives générales de Médecine*, 1905, pp. 2071-2091.
- RABAUD. — La Tératogénèse. Paris, Doin, 1914.
- RABAUD. — Les phénomènes embryonnaires et la phylogénèse. *Scientia*, avril 1916.
- RABAUD. — Recherches sur l'hérédité et la variation. Etude expérimentale et théorie physiologique. *Supplément au bulletin biologique de France et de Belgique*. Sup. I, 1919.
- RABAUD. — Voy. Klippel.
- RAPPOLD. — Über eigenartige Verkrüppelung des Fusses, notwendig durch eine Hemmungsbildung herbeigeführt. *Tagebl. der 60ten Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte*. Wiesbaden, 1887, S. 297.
- REDARD. — Difformités du pied en rapport avec l'absence congénitale des os de la jambe. *Revue mensuelle des maladies de l'enfance*, sept. 1890, pp. 384-394.
- REDARD. — Deuxième contribution à l'étude des difformités du pied en rapport avec l'absence congénitale des os de la jambe. *Id.* 1893, p. 59.
- REGNAULT (F.). — Déformation osseuse consécutive à l'arrêt d'accroissement de l'os parallèle. Application aux malformations congénitales et à la main bote. *Bul. Soc. anat.*, 1898, p. 236.
- REGNAULT (F.). — De l'hypertrophie compensatrice du péroné. *Id.*, 1911, t. LXXXVI, p. 105.

- REGNAULT (F.). — Modifications squelettiques et musculaires du chien ectromèle. *B. et M. de la Société d'Anthropologie de Paris*, 1914, pp. 586-590.
- REICHARD. — Absence congénitale totale du tibia droit. *Soc. de médecine de Magdeburg*, 16 oct. 1910. Voir *Munchener medizinische Wochenschrift*, t. LVII, n° 50, 13 déc. 1910, S. 2663-2664.
- REMY SAINT-LOUP. — Sur la formation d'un caractère anatomique et sur l'hérédité de cette acquisition. *C. R. de la Société de Biologie*, 1895, pp. 755-757.
- RENDU. — Absence congénitale du péroné. *Revue d'Orthopédie*. An XXIII, S. 3. t. III, n° 2, 1^{er} mars 1912, p. 169.
- RENDU et GRAVIER. — Arrêt de développement congénital de l'extrémité inférieure du tibia. *Revue d'Orthopédie*, An. XXII, 3^e S., t. III, n° 4, 1^{er} juillet 1914, pp. 297-304.
- RENVALL. — Zur Kenntnis der congenitalen familiär auftretenden Extremitätenmissbildungen. Kasuistischer Beitrag. *Archiv Anat. und Physiol.* (Anat. Abth.), Jahrg. 1908. II 1/2. S. 39-56.
- RENVALL. — Zur Kenntnis der congenitalen familiär auftretenden Extremitätenmissbildungen. Zwei neue Kasuistische Beiträge. *Id.*, 1909, S. 59-66.
- REITTERER. — Morphologie de la charpente squelettogène des membres des mammifères. *C. R. de la Société de biologie*. Paris, 1902, n° 28, pp. 1118-1121.
- REITTERER. — Structure et évolution de l'ébauche squelettogène des membres des mammifères. *Id.*, 1902, n° 29, pp. 1149-1152.
- REITTERER. — Des ménisques interarticulaires du genou du cobaye et du rat. *Id.*, 1905, pp. 44-47.
- REITTERER. — Des ménisques interarticulaires du genou du lapin et de la transformation du tissu fibreux en cartilage à travées spongieuses et cartilagineuses. *Id.*, 1905, pp. 78-81.
- REVERDIN et LASKOWSKY. — Malformation congénitale de la jambe droite. *Revue médicale de la Suisse romande*, 1885, p. 592.
- RINCHEVAL. — Ein neues operationsverfahren zur Behandlung congenital Defekte. *Langenbeck Archiv. für Klin. Chirurgie*, Bd. XLVIII, 1894, S. 802.
- ROBERT. — Polydactylie observée chez un Malgache. *Soc. anat. de Paris*, 3 février 1914.
- ROBERTS. — Angeborener Ulna defekt. *Annals of Surgery*, 1886, p. 135.
- ROBLOT. — La syndactylie congénitale. *Thèse de Paris*, 1905-1906.
- ROBSON et ODGERS. — Complete congenital absence of both radii in a Boy aged 6 years. *Soc. royale de médecine de Londres*, Section de pédiatrie, 21 juin 1913. Voir *Proceedings of the royal Society of Medecin*, t. VI, n° 9, juillet 1913, p. 203.
- ROCHER. — Absence congénitale du péroné gauche. *Archives provinciales de chirurgie*, t. XXIV, n° 1, janvier 1915, pp. 74-78.
- ROCHER. — *Id.*, *Gazette médicale de Paris*, 21 mai 1915, pp. 33-34.
- RÆDERER et BOUVAIST. — Un cas d'absence congénitale du radius. *Revue d'orthopédie*, t. V, n° 2, 1^{er} mars 1914, p. 129.
- ROSSI. — Courbure congénitale du tibia. *Archivio di Ortopedia*, 1900.
- BERNARD ROTH. — A case of congenital Defect of the Ulna. *The Lancet*, t. LXXXVI, n° 4731, 23 mai 1914, p. 1457.
- ROUBINOWITCH. — Phocomélie pelvienne unique avec absence du péroné et pied tridactyle. *C. R. Société de biologie*. 1898, pp. 819-820.

- ROUSSEAU. — Contribution à l'étude des brides congénitales des membres. *Thèse de Paris*, 1900-1901.
- RÜBSAMEN. — Beitrag zur Kasuistik des Kongenitalen Ulna defekts. *Münchener medizinische Wochenschrift*, t. LIX, n° 42, 15 oct. 1912, S. 2284.
- RUDAUX et LE LORIER. — Du rôle de la syphilis sur la genèse des anomalies fœtales. *La Clinique*, 21 nov. 1913.
- RUNTE. — Kongenitaler Fibula defekt und Pes equino-valgus. *Münchener medizinische Wochenschrift*, t. LVIII, n° 3, S. 141, 17 janvier 1911.
- SAINT-CYR. — Fractures intra-utérines de la jambe. *Thèse de Paris*, 1898-1899.
- J. SALMON. — Contribution à l'étude de la phocomélie. *Thèse de Lille*, 1905-1906.
- J. SALMON. — Des adaptations musculaires corrélatives des variations squelettiques chez les ectroméliens. *C. R. Soc. de biologie*, 14 déc. 1907, pp. 679-681.
- J. SALMON. — Sur le système nerveux des ectroméliens. *Id.*, 25 juin 1908.
- J. SALMON. — Recherches sur les variations ontogéniques des membres chez les vertébrés. Etude des ectroméliens. *Thèse de sciences*, Paris, 1908.
- SAVORNIN. — Contribution à l'étude de l'absence congénitale du radius (main-bote). *Thèse de Lyon*, 1898-1899.
- SCHARFF. — Ueber Kongenitalen Defekt der Fibula. *Zeitschrift für Orthopädische Chirurgie*, t. XXIII, f. 3 et 4, 1909.
- SCHEFFEN. — Trois cas de malformations des membres. *Deutsche Zeitschrift für chirurgie*, t. CXII, oct. 1911.
- SCHIEFFERDECKER. — *Muskeln und Muskelkerne*. Leipzig, 1909.
- SCHLOFFER. — Ostéoplastie pour remédier à l'absence du tibia. *Beiträge f. Klin. Chirurgie*, 1899, t. XXV, II. 3, S. 76-89.
- SCHMID. — Ueber ein bisher nicht beobachtete Form von partiellem Radius-Defekt. *Zeitschrift für Orthopädische Chirurgie*, 1892, S. 59-94.
- SCHRAKAMP. — Casuistische Beiträge zur Lehre der Extramitäten missbildungen. *Medizin, Correspondenzbl. d. Würtemb. ärztl. Landesvereins*, Bd. LVII, 1887, n° 30, S. 233.
- SCHWALBE. — Die morphologie der Missbildungen des Menschen und der Thiere. Iéna, 1906.
- SCHWALBE. — Ueber Extremitäten missbildungen. *Münchener medizinische Wochenschrift*, 1906, S. 493.
- SCHWARZBACH. — Ueber angeborenen Defekt der Tibia und Ulna. *Zentralblatt für chirurgische und mechanische Orthopädie*, Berlin, t. VI, n° 9, sept. 1912.
- SERRES. — Anatomie comparée du cerveau dans les quatre classes des animaux vertébrés, 1824-1826.
- L. J. SHAW. — A case of congenital absence of the tibia. *Journal of Anatomy*, t. XXIII, N. S., vol. III, part. IV, July 1889, pp. 598-606.
- SIDING. — Zwei Fälle von Missbildungen der unteren Extramitäten. *Archiv. physik. Med. und med. Technik*. Bd. 4, II. 4, S. 281-285.
- SOUQUES et MARINESCO. — Lésions de la moelle épinière dans un cas d'amputation congénitale des doigts. *Presse médicale*, 1897, p. 251.
- SPILLMANN. — Atrophie congénitale de la main droite liée à une atrophie de la corne antérieure droite de la moelle sur un point limité du renflement cervical. *Revue médicale de l'Est*, 1^{er} avril 1880, pp. 208-211.
- STAMM. — Erworbener partieller Radius-defekt, bei einem hereditärluetis-

- chen Säuglinge. *Fortschritte auf dem Gebiete der Röntgenstrahlen*, 1908, t. XII, f. 4.
- STEINHAUS. — Kongenitaler Tibia defekt. *Virchows Archiv*, Bd. 163, 1902, S. 227-243.
- SUTTON. — Congenital absence of the tibia (Card. specimen). *Transact. of the Pathol. Society of London*, vol. XLIII, 1892, p. 124.
- TECQMENNE. — Absence congénitale du radius et du péroné. *Société médico-chirurgicale de Liège*, 4 déc. 1912. *Voy. le Scalpel et Liège médical*, t. LXV, n° 28, 12 janvier 1913, p. 470.
- TEICHMANN. — Ueber Hallux varus. *Inaug. dissert.*, Breslau, 1902.
- TESTUT. — *Traité d'anatomie humaine*, Paris, 1899.
- THEILE. — *Traité de myologie et d'angiologie*. Traduction Jourdan, J.-B. Baillière, 1843.
- THIELE. — Ein Fall von angeborenen Defekten der rechten Tibia. *Inaug. Diss.*, Greisswald, 1890.
- THUMMEL. — Ein Fall von congenitalen Defekt der Ganzen tibia. *Inaug. Diss.*, Halle, 1886.
- TIEDEMANN. — Mangelhafte Bildung des Rückenmarks mit Mangel der Gliedmassen Verbunden. *Zeitschrift für physiologie*, 1829.
- TISSIER. — Absence congénitale du tibia. *Bull. Soc. obstétrique de Paris*, 15 janvier 1908.
- TROISIER. — Note sur l'état de la moelle épinière dans un cas d'hémimélie unithoracique. *Archives de physiologie*, 1871-1872.
- TSCHMARKE. — Zwei seltene Formen angeborener Missbildungen. *Zeitschrift für Orthopädische chir.*, 1900, Bd. VIII, S. 368.
- TUBBY. — Double congenital Club-hand of the radio-palmar variety with absence of radius on both sides. *Proceedings of the royal Society of Medicine*, t. IV, n° 7, 7 mai 1911. Section for the Study of Disease in children, pp. 155-165.
- VARIOT. — Résultats fournis par la dissection du bras d'un enfant hémimèle. *Bulletins et mémoires de la Société d'anthropologie*, 1890, pp. 489-492.
- VEIT. — Besteht ein Zusammenhang zwischen Polydaktylie und Gehirn missbildungen? *Inaug. Dissert.*, Göttingen, 1905.
- VILCOQ. — Des fractures intra-utérines. *Thèse de Paris*, 1888-1889.
- VIRCHOW. — Die Phokomelen und das Barenweib. *Verhandl. der Berliner gesellschaft für Anthropol.*, 1898.
- VOISIN et NATHAN. — Malformations congénitales symétriques des membres : pouce à trois phalanges, absence partielle du tibia, anomalie musculaire. *Soc. anat. de Paris*, 1902, pp. 843-845.
- VOLKMANN. — Ein Fall von hereditärer congenitaler Luxation beider Sprunggelenke. *Deutsche Zeitschrift für Chirurgie*, 1873, Bd. II, S. 538-542.
- BERTHA DE VRIESE. — Etude anatomique d'un monstre hémimèle. *Annales de la Société de Médecine de Gand*, vol. LXXXVII, 1907, pp. 1-9.
- VUILLAUME. — Absence congénitale du tibia. *Thèse de Lyon*, 1898-1899.
- WAGSATFFE. — Peculiar malformation of the leg and foot. *Journal of Anat. and Physiol.*, novembre 1872, p. 156.
- WAITZ. — Ueber einen Fall von congenitaler Defekt beider Tibien. *Deutsche medizinische Wochenschrift*, Jh. XXI, n° 25, 1895.
- WETTE. — Zwei Fälle von angeborenen Fibula-Defekt. *Soc. générale de médecine de Cologne*, 1er juillet 1912. *Voir Münchener medizinische Wochenschrift*, t. LIX, n° 37, sept. 1912, S. 2027-2028.
- WHITE and H. BAKER. — Case of congenital deformity of femora, absence of

- tibia and malformation of the feet and hands. *Clin. Society Transact.*, t. XXI, 1888, p. 295.
- WIERZEJEWSKI. — Nachtrag zur Arbeit « Ueber den Kongenitaler Ulna-defekt ». *Zeitschrift für Orthopädische Chirurgie*, t. XXVII, fasc. 3 et 4, 1910, S. 101-133 (Bibliographie).
- J. K. YOUNG. — Double congenital deformity of the tibia. *The American Journal of the Medical Sciences*, vol. XCV, 1888.
- ZIEGNER. — Kasuistischer beitrug zu den symetrischen Missbildungen der Extremitäten. *Münchener Medizinische Wochenschrift*, 1903, S. 1386.
-

TABLE DES MATIÈRES

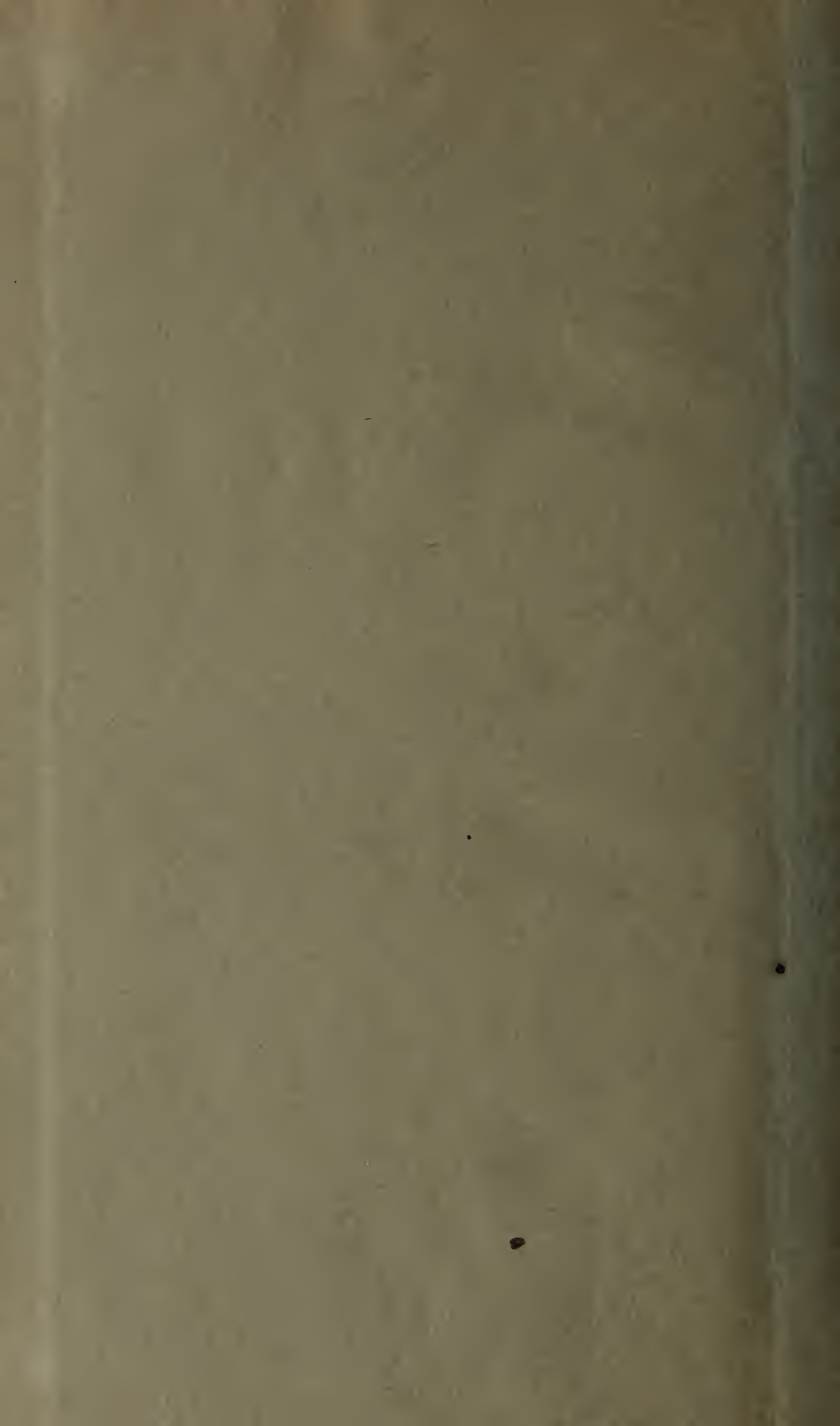
	Pages
INTRODUCTION	4
CHAPITRE PREMIER. — L'ECTROMÉLIE LONGITUDINALE INTERCALAIRE HÉMISEGMENTAIRE.	5
1° <i>L'absence congénitale du tibia</i> telle qu'elle est connue chez l'homme.	5
Historique. Variétés (absence totale et absence partielle). Disposition anatomique. Ostéologie du segment jambier . Ostéologie du tarse et du métatarse Arthrologie (genou, cou de pied, articulations tarsiennes et métatarsiennes) Myologie. Absence de certains muscles, muscles anormaux ; l'étude de la myologie n'a pas été faite complètement. . Les téguments, description d'une cicatrice cutanée indice d'une compression extérieure Aperçu général de l'absence congénitale du tibia chez l'homme	
2° <i>Les autres variétés de l'ectromélie longitudinale interca-</i> <i>laire hémisegmentaire</i> (absence congénitale du péroné, du radius et du cubitus)	13
Fréquence beaucoup plus grande de l'absence du péroné et du radius. Antécédents héréditaires Variétés ostéologiques (absence totale et absence partielle). Insuffisance des examens. Anomalies des doigts et des orteils Coexistence fréquente de l'absence du radius avec des mal- formations du membre abdominal. Myologie. La disposition musculaire. L'examen électrique n'a été fait qu'une fois et n'a pas donné de résultat probant . Le système vasculaire et le système nerveux périphérique ne présentent pas d'anomalies Le système nerveux central n'a pas été étudié dans l'ectro- mélie longitudinale. Son étude dans les diverses variétés d'hémimélie	
Conclusions	
CHAPITRE II. — ANATOMIE NORMALE DU MEMBRE ABDOMINAL DE LA SOURIS. L'étude de myologie d'Alezais.	25

	Pages
Ostéologie	25
Myologie	38
Fesse et face externe de la cuisse. 1 ^{re} couche musculaire (Tenseur du fascia lata, grand fessier, biceps fémoral, demi-tendineux)	39
2 ^e couche musculaire (moyen fessier, plan profond du biceps et du demi-tendineux)	44
3 ^e couche musculaire (pyramidal, petit fessier, scansorius, demi-membraneux, ischio-condylien).	46
Face interne de la cuisse, 1 ^{re} couche musculaire (droit interne, demi-tendineux)	51
2 ^e couche musculaire (pectiné, moyen adducteur).	51
3 ^e couche (grand adducteur)	52
Face antérieure de la cuisse (quadriceps fémoral).	54
Face postérieure de la jambe. 1 ^{re} couche musculaire (jumeaux)	57
2 ^e couche musculaire (plantaire grêle, soléaire)	57
3 ^e couche musculaire (poplitée, fléchisseur péronier, fléchis- seur tibial, tibial postérieur)	59
Loge externe de la jambe (long péronier latéral, court péro- nier latéral, tibial antérieur, extenseur commun des orteils, extenseur propre du gros orteil)	62
Muscles de la plante du pied. 1 ^{re} couche (court fléchisseur plantaire)	64
2 ^e couche (Fléchisseur péronier, lombricaux, muscles de la loge externe et de la loge interne).	65
3 ^e couche (muscles interosseux)	66
Muscle de la face dorsale du pied (pédieux).	66
Angéiologie	67
 CHAPITRE III. — ANATOMIE DU MEMBRE ABDOMINAL ANORMAL DE LA SOURIS.	
Le matériel. Les diverses variétés d'après l'aspect extérieur.	
Position et forme du membre	69
Anomalie en apparence unilatérale	74
Les anomalies des orteils	74
Les anomalies des membres thoraciques.	75
Les cicatrices cutanées	75
Dissection	76
<i>Type le plus fréquent</i>	
Ostéologie. Os iliaque. Fémur. Le tibia ne fait jamais com- plètement défaut, il existe toujours un rudiment quelque- fois assez volumineux, quelquefois microscopique. Rotule.	
Le péroné, son hypertrophie, sa courbure, sa torsion sur son axe	76
La loi d'Ollier	85
Le squelette du pied, fusionnement des os du tarse ; les métatarsiens	85
Arthrologie.	89
L'articulation coxo-fémorale. L'articulation du genou, les causes de ses modifications	89

	Pages
Le ligament tibio-péronier.	92
L'articulation du cou de pied.	92
Myologie	93
Les muscles dont le point d'insertion vient à manquer sont seuls modifiés. Les muscles de la hanche sont normaux.	
Les muscles ischio-jambiers et leurs anomalies	93
Tous les muscles de la jambe sont modifiés.	96
<i>Types moins fréquents</i> : Les anomalies sont les mêmes, la position et les courbures du péroné varient seules	101
Anomalies des orteils (ectrodactylie, polydactylie, polysyndactylie, syndactylie, hyperphalangie)	105
Le système vasculaire	109
Le système nerveux périphérique	109
Le système nerveux central	109
Anomalie en apparence unilatérale. Indépendance du tibia et du péroné, possibilité de mouvements de torsion, augmentation de volume du péroné.	110
Conclusions	113
CHAPITRE IV. — MORPHOGÉNIE	117
Le matériel étudié jusqu'à ce jour	117
Le matériel dont nous avons disposé	117
La fécondité restreinte des ectroméliens, leurs portées sont peu fréquentes, le nombre de petits est restreint, la durée de la vie génitale est très courte	118
<i>En quoi consiste l'anomalie</i>	118
<i>Valeur de chacun des éléments de l'anomalie.</i>	119
Le ligament tibio-péronier représente le tibia, son apparition est déterminée par une anomalie de différenciation du tissu mésoblastique. Ce phénomène se voit dans toutes les variétés d'ectromélie, il se voit également au niveau d'os anormaux ; l'hétéromorphose peut se produire en sens opposé (appareils hyoïdiens complets, ossification du ligament de Civinini). Il existe des exemples d'hétéromorphose chez les animaux et chez l'homme	119
L'hypertrophie de l'os conjoint. Théorie vasculaire. Théorie du fusionnement avec une partie du tibia.	124
L'incurvation de l'os conjoint. Le rôle du ligament.	125
La torsion du péroné sur son axe. Difficulté de l'interprétation	125
Les anomalies du tarse et du métatarse ne sont pas surajoutées mais représentent une partie de l'anomalie totale.	126
La déformation des os adjacents et la disposition musculaire.	126
Le système vasculaire et le système nerveux périphérique sont normaux.	127
Le système nerveux central	127
<i>Les théories explicatives</i>	127
Les brides amniotiques.	127
Les brides cutanées et la sclérodermie	128
La luxation congénitale.	129
La théorie musculaire	129

	Pages
L'existence d'un centre médullaire spécial à chaque rayon .	129
L'atavisme	129
Le rôle des glandes à sécrétion interne.	131
Les théories pathologiques (l'achondroplasie, la syphilis, la tuberculose, la neuro-fibromatose)	131
Les intoxications expérimentales	132
<i>Les conditions de l'élevage, comment elles permettent d'éliminer les théories de la toxi-infection</i>	<i>133</i>
Le processus initial de l'ectromélie consiste essentiellement en des phénomènes ostéogénétiques	136
Index bibliographique	137

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
DE
L'HYBRIDATION ET DE L'INTERSEXUALITÉ
CHEZ LES OISEAUX



UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA

570.58USUP.

C001

BULLETIN BIOLOGIQUE DE LA FRANCE ET DE L

1-4 1919-21



3 0112 009236487